

UNIVERSITÉ DU QUÉBEC

MÉMOIRE PRÉSENTÉ À
L'UNIVERSITÉ DU QUÉBEC À TROIS-RIVIÈRES

COMME EXIGENCE PARTIELLE
DE LA MAÎTRISE EN SCIENCES DE L'ENVIRONNEMENT

PAR
DAVE GADBOIS-CÔTÉ

EFFETS DE L'HYPOXIE SUR LA PERCHAUDE (*PERCA FLAVESCENS*) ET
L'OMBLE DE FONTAINE (*SALVELINUS FONTINALIS*) EN MILIEU LACUSTRE

AVRIL 2016

Université du Québec à Trois-Rivières

Service de la bibliothèque

Avertissement

L'auteur de ce mémoire ou de cette thèse a autorisé l'Université du Québec à Trois-Rivières à diffuser, à des fins non lucratives, une copie de son mémoire ou de sa thèse.

Cette diffusion n'entraîne pas une renonciation de la part de l'auteur à ses droits de propriété intellectuelle, incluant le droit d'auteur, sur ce mémoire ou cette thèse. Notamment, la reproduction ou la publication de la totalité ou d'une partie importante de ce mémoire ou de cette thèse requiert son autorisation.

*« When You Can't Breathe,
Nothing Else Matters »*

American Lung Association

REMERCIEMENTS

Je tiens à remercier mon directeur Gilbert Cabana et ma codirectrice Hélène Glémet pour m'avoir confié ce projet et pour leur aide apportée. Je voudrais également remercier les membres de mon comité d'orientation, Pierre Magnan (UQTR) et Andréa Bertolo (UQTR) d'avoir accepté de me faire profiter de leur expertise. Un grand merci pour l'aide de Michel Plante, coordonnateur de projet au Parc national de la Mauricie, et ainsi qu'à l'équipe terrain pour l'échantillonnage de l'omble de fontaine et le savoir partagé concernant le projet. Merci à Parcs Canada. Je remercie le Groupe de recherche interuniversitaire en limnologie et en environnement aquatique (GRIL), le Centre de recherche sur les interactions bassins versants – écosystèmes aquatiques (RIVE), et mes directeurs pour leur soutien financier. Merci également à Mathieu Langevin pour le travail effectué dans le volet perchaude.

Je remercie Frédérique Bélanger-Lépine pour son aide et son soutien. Merci également à tous mes collègues de travail, notamment Marc Pepino, Guillaume Rheault et Charles Martin pour leurs conseils et aides. Finalement, un merci spécial à toute ma famille pour leur soutien.

RÉSUMÉ

L'hypoxie, ou faible concentration en oxygène des écosystèmes aquatiques, est un phénomène en constante augmentation à l'échelle planétaire. Au Québec, ce sont principalement les lacs qui sont touchés par cette problématique. Cette zone hypoxique peut contraindre ou exclure certaines espèces de poissons qui ne tolèrent pas les faibles concentrations en oxygène. Beaucoup d'études utilisent des bioindicateurs de stress physiologique afin de comprendre les réponses des poissons faisant face à l'hypoxie. Cependant, plusieurs de ces études se déroulent sous condition contrôlée en laboratoire. Qu'en est-il des poissons qui se trouvent en milieu naturel étant donné qu'ils peuvent fuir cette zone hypoxique? Nous nous sommes d'abord interrogés sur la possibilité que l'omble de fontaine (*Salvelinus fontinalis*) fréquente ou même exploite les zones hypoxiques présentes dans la plupart des lacs. Si oui, quels effets physiologiques auraient-elles sur l'omble? Nous avons combiné l'utilisation de bioindicateurs de stress physiologique et de traceurs isotopiques afin d'améliorer la compréhension des réponses physiologique. La différence des ratios isotopique du $\delta^{13}\text{C}$ du muscle blanc et des otolithes (ΔMO) a été utilisée comme une mesure reflétant l'activité métabolique. Nos objectifs étaient de : 1) quantifier l'hypoxie dans les lacs, 2) mesurer les traceurs isotopiques et 3) mesurer les bioindicateurs de stress physiologique. Nos prédictions étaient que pour les lacs hypoxiques : 1) les signaux isotopiques du $\delta^{13}\text{C}$ du muscle blanc et de l'otolithe seraient plus négatifs, 2) le glycogène du foie et du muscle blanc serait moins concentré, 3) l'activité de la LDH serait plus élevée et 4) ΔMO serait plus élevé. De plus, étant donné qu'il existe une variabilité interspécifique dans la sensibilité des réponses à l'hypoxie, nous avons comparé la réponse physiologique de la perchaude (*Perca flavescens*), une espèce plus tolérante à l'hypoxie, avec celle de l'omble de fontaine. Chez l'omble de fontaine, les résultats des bioindicateurs suggèrent que les individus de sexe mâle auraient une accumulation de glycogène hépatique plus importante dans les lacs hypoxiques. L'utilisation des signaux de $\delta^{13}\text{C}$ du muscle blanc et de l'otolithe a permis de mieux comprendre l'utilisation de l'environnement faite par les ombles dans les lacs. Les résultats du $\delta^{13}\text{C}$ du muscle suggèrent que les ombles de fontaine se nourrissent de nourriture ayant été en contact avec les zones hypoxiques. L'ajout de ΔMO aux analyses a permis d'observer que les ombles auraient une activité métabolique plus faible dans les lacs hypoxiques. Les mâles auraient une concentration de glycogène hépatique plus élevée qui serait associée à une activité métabolique plus réduite. Aucun effet de l'hypoxie n'a été détecté sur la physiologie de la perchaude.

Mots-clés : Omble de fontaine (*Salvelinus fontinalis*), perchaude (*Perca flavescens*), hypoxie, bioindicateur, stress physiologique, glycogène, LDH, $\delta^{13}\text{C}$, muscle, otolithe.

TABLE DES MATIÈRES

REMERCIEMENTS	iii
RÉSUMÉ.....	iv
LISTE DES FIGURES ET TABLEAU.....	viii
CHAPITRE I	
RÉSUMÉ SUBSTANTIEL.....	1
1.1 Introduction.....	1
1.1.1 Mise en contexte	1
1.1.2 Effets de l'hypoxie sur le poisson.....	3
1.1.3 Les bioindicateurs de l'hypoxie.....	4
1.1.3.1 Glycogène.....	4
1.1.3.2 Activité LDH	6
1.1.3.3 Isotopes stable.....	6
1.2 Objectifs de l'étude.....	7
CHAPITRE II	
EFFETS DE L'HYPOXIE SUR L'OMBLE DE FONTAINE (<i>SALVELINUS FONTINALIS</i>) DANS DES LACS BORÉAUX.....	8
Résumé.....	9
Introduction.....	10
Matériel et méthodes	12
Sites à l'étude.....	12
Échantillonnage	13
Analyses laboratoires.....	13
Analyse des bioindicateurs	13
Analyses isotopiques.....	14
Analyses statistiques	15
Résultats	16
Analyse des bioindicateurs	16
Glycogène hépatique.....	16
Glycogène musculaire et activité LDH.....	17

Analyses isotopiques	17
$\delta^{13}\text{C}$ musculaire.....	17
$\delta^{13}\text{C}$ otolithaire.....	18
Relation entre le $\delta^{13}\text{C}$ musculaire et le $\delta^{13}\text{C}$ otolithaire.....	18
ΔMO	18
Glycogène hépatique et ΔMO	19
Glycogène musculaire, activité LDH et ΔMO	19
Discussion	19
Bioindicateurs	19
$\delta^{13}\text{C}$ musculaire et otolithaire	21
ΔMO	22
Conclusion	23
Remerciements.....	24
Références	25
Tableaux.....	28
Description des figures.....	30
Figures.....	31
Annexe	33
CHAPITRE III	
COMPARAISON INTERSPÉCIFIQUE DE LA SENSIBILITÉ À	
L'HYPOXIE : PERCHAUDE VS L'OMBLE DE FONTAINE.....	38
3.1 Introduction.....	38
3.1.1 Biologie des espèces à l'étude	38
3.1.2 Objectifs.....	40
3.2 Matériel et méthodes.....	40
3.2.1 Sites à l'étude	40
3.2.1.1 Perchaude.....	41
3.2.1.2 Omble de fontaine.....	45
3.2.2 Échantillonnage	45
3.2.2.1 Perchaude.....	45
3.2.2.2 Omble de fontaine.....	45

3.2.3	Analyse des bioindicateurs	45
3.2.3.1	Glycogène hépatique, glycogène musculaire et l'activité LDH	45
3.2.4	Analyses statistiques	46
3.3	Résultats des bioindicateurs	46
3.3.1	Perchaude	46
3.3.2	Ombre de fontaine	48
3.3.2.1	Analyse des gonades des ombles de fontaine	50
3.4	Discussion	51
CHAPITRE IV		
	CONCLUSION GÉNÉRALE	52
4.1	Conclusion	52
	RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES	54

LISTE DES FIGURES ET TABLEAU

Figure	Page
3.1 Localisation des lacs à l'étude	41
3.2 Profils physico-chimiques des lacs à perchaude.....	43
3.3 Relation entre le glycogène hépatique (n = 207) des perchaudes et le %VH dans les 11 lacs	46
3.4 Relation entre le glycogène musculaire (n = 207) des perchaudes et le %VH dans les 11 lacs	47
3.5 Relation entre l'activité LDH (n = 116) des perchaudes et le %VH dans les 11 lacs.....	47
3.6 Relation entre le glycogène hépatique (n = 95) des ombles de fontaine et le %VH dans les 6 lacs.....	48
3.7 Relation entre le glycogène musculaire (n = 95) des ombles de fontaine et le %VH dans les 6 lacs.....	49
3.8 Relation entre l'activité LDH (n = 95) des ombles de fontaine et le %VH dans les 6 lacs.....	49
3.9 Relation entre le %VH et le logarithme du poids des gonades (g)	50
 Tableau	
3.1 Caractéristiques des lacs à l'étude pour la perchaude.....	44

CHAPITRE I

RÉSUMÉ SUBSTANTIEL

1.1 Introduction

1.1.1 Mise en contexte

L'hypoxie, ou faible concentration en oxygène, menace de plus en plus les écosystèmes aquatiques à travers le monde (Diaz, 2001; Pollock *et al.*, 2007; Arend *et al.*, 2011). Selon Diaz (2001), il est clair qu'il n'y avait aucune autre variable environnementale aussi importante que l'oxygène dissous qui a changé aussi drastiquement depuis l'accélération des activités humaines. Les deux facteurs principaux causant l'hypoxie et parfois l'anoxie (absence d'oxygène) sont : la stratification de la colonne d'eau, qui isole l'eau du fond de celle de la surface qui est plus oxygénée et la décomposition de la matière organique, qui consomme l'oxygène au fond (Diaz, 2001). Ces deux facteurs contribuent au développement de l'hypoxie et à sa persistance. Un surplus de nutriments d'origine anthropique, menant à une production et décomposition accrue, est souvent responsable de l'augmentation rapide de l'hypoxie. Ceci représenterait le plus important problème de pollution qui influencerait les milieux aquatiques (Pollock *et al.*, 2007). Avec l'augmentation constante et rapide de la population humaine, l'eutrophisation devrait s'accroître également. De plus, l'eutrophisation pourrait s'intensifier et toucher plus de milieux aquatiques si les changements climatiques entrent dans l'équation (Diaz, 2001). En effet, une augmentation de la température des eaux de surface pourrait prolonger la période de stratification des lacs et maintiendrait ainsi les organismes en contact plus longtemps avec les zones hypoxiques.

Les variations et chutes du niveau d'oxygène dans les écosystèmes aquatiques ont des effets sur les organismes qui y vivent. Les réponses à l'hypoxie peuvent varier selon la capacité des espèces à s'adapter à une baisse en oxygène dissout (Zhou *et al.*, 2000). Chez les poissons, une gamme de stratégies peut être adoptée pour survivre à l'hypoxie telle une augmentation de la ventilation et des déplacements verticaux et horizontaux dans la colonne d'eau (Kramer, 1987). L'achigan à grande bouche (*Micropterus salmoides*), par exemple, est une espèce apte à détecter les zones à faible concentration d'oxygène pour ainsi les éviter (Burlison *et al.*, 2001). Cependant, qu'en est-il lorsqu'un poisson ne peut fuir une zone pauvre en oxygène et qu'il est contraint de vivre dans cette zone? Il doit donc chercher à s'adapter autrement. C'est alors que des réponses physiologiques peuvent survenir.

Le nombre d'études concernant les effets de l'hypoxie sur les poissons ne cesse d'augmenter depuis les dernières décennies (Pollock *et al.*, 2007). Un point commun de ces études est l'utilisation de bioindicateurs qui s'avère indispensable pour quantifier les effets de l'hypoxie sur les organismes. Un des objectifs de cette présente étude sera donc d'utiliser des bio-indicateurs physiologiques dans un contexte d'hypoxie en écosystème d'eau douce. La revue de littérature des effets de l'hypoxie sur les poissons de Pollock *et al.* (2007) est basée en majeure partie sur des études qui relèvent du domaine des écosystèmes marins et il souligne que les écosystèmes d'eau douce étaient moins étudiés. Pollock *et al.* (2007) suggèrent également que des études sur le terrain permettraient de confirmer et comparer les observations faites en laboratoires. Étant donné que les patrons d'hypoxie sont très variables dans la nature (Nilsson et Ostlund-Nilsson, 2008), les réponses physiologiques des poissons pourraient refléter cette variabilité. Chez une espèce donnée, l'intensité d'une réponse physiologique serait proportionnelle à la concentration d'oxygène dissout retrouvé dans les habitats aquatiques qu'elle occupe et la variabilité des réponses reflèterait le gradient d'oxygène retrouvé dans les habitats aquatiques. Tout comme pour les expériences de laboratoires menés en bassins où l'on contrôle les concentrations d'oxygènes (Zhou *et al.*, 2000), les réponses attendues pour les poissons vivant en milieu naturel devraient être reliées également aux concentrations d'oxygène. Cependant, les poissons qui sont soumis à des

contraintes expérimentales subissent possiblement plus intensément l'effet du manque d'oxygène comparativement à ceux qui pourraient éviter une zone très pauvre en oxygène pour aller vers une zone plus riche. Comme les réponses physiologiques et comportementales peuvent varier selon chaque espèce (Zhou *et al.*, 2000), il est important de choisir des espèces qui seront sensibles ou non au manque d'oxygène lorsqu'une étude sur les effets de l'hypoxie est entreprise.

1.1.2 Effets de l'hypoxie sur le poisson

Les animaux ont besoin d'oxygène pour générer de l'énergie sous forme d'ATP (adénosine triphosphate) par le processus métabolique de la phosphorylation oxydative (Berg *et al.*, 2002; Nilsson et Ostlund-Nilsson, 2008). Une baisse d'ATP est néfaste pour les cellules, car les pompes ioniques ne peuvent pas être maintenues et entraînent une dépolarisation des cellules pouvant causer l'apoptose (mort programmée cellulaire) (Berg *et al.*, 2002). Les tissus neuronaux sont les premiers à souffrir de l'hypoxie (Nilsson et Ostlund-Nilsson, 2008). Le manque d'oxygène dans le cerveau peut conduire à un silence des signaux électriques produits. Ce silence peut ainsi modifier les activités respiratoires du poisson et devenir critique même si la concentration d'oxygène augmentait de nouveau dans l'eau (Nilsson et Ostlund-Nilsson, 2008). Une stratégie adoptée du poisson est alors d'augmenter la ventilation des branchies afin de perfuser davantage l'oxygène du sang circulant dans celles-ci. Il peut ainsi réguler l'apport d'oxygène par son absorption et maintenir sa consommation d'oxygène à un niveau constant dans des habitats montrant des patrons d'oxygène variable (Nilsson et Ostlund-Nilsson, 2008).

En général, les poissons adaptés à l'hypoxie peuvent maintenir leur niveau de consommation d'oxygène plus bas que le niveau d'oxygène dans l'eau, contrairement à ceux qui résistent moins (ou non) à l'hypoxie (Nilsson et Ostlund-Nilsson, 2008). La concentration d'oxygène critique correspond au niveau le plus bas auquel un poisson peut maintenir ses activités vitales. Si la concentration d'oxygène dans l'eau descend en dessous du seuil critique, le poisson devra commencer à produire de l'ATP par la voie

anaérobie (Nilsson et Ostlund-Nilsson, 2008). La stratégie la plus viable pour un poisson qui se retrouve en hypoxie est d'avoir un seuil critique d'oxygène assez bas pour éviter d'avoir à produire son ATP par la voie anaérobie. La glycolyse anaérobie est la principale voie utilisée pour maintenir les cellules en fonction pendant de longue période d'exposition à l'hypoxie (Nilsson et Ostlund-Nilsson, 2008). La glycolyse anaérobie produit des déchets métaboliques anaérobiques et tend vers un épuisement rapide du glucose qui est stocké sous forme de glycogène (Berg *et al.*, 2002). L'accumulation d'acide lactique, par exemple, causée par le métabolisme anaérobie serait la cause de mortalité associée à l'anoxie chez certaines espèces de poissons et ceci plus que l'incapacité à fournir les besoins en ATP (Nilsson et Ostlund-Nilsson, 2008). En somme, il y a deux options pour maintenir la synthèse d'ATP pendant l'hypoxie : 1) extraire le plus d'oxygène dans l'eau pour alimenter la phosphorylation oxydative ou 2) utiliser la glycolyse anaérobie pour compenser la réduction de la phosphorylation oxydative (Kramer, 1987; Nilsson et Ostlund-Nilsson, 2008).

1.1.3 Les bioindicateurs de l'hypoxie

1.1.3.1 Glycogène

Le glycogène est une forme de réserve du glucose dans l'organisme. Cette molécule est formée par des polymères de glucose et peut être métabolisée par la glycolyse lorsque de l'énergie en forme d'ATP est nécessaire (Berg *et al.*, 2002). En situation d'hypoxie, lorsque l'oxygène est limitant, l'organisme utiliserait donc cette réserve. Le glycogène devient alors un bon bio-indicateur du stress hypoxique. Le glycogène serait une source d'énergie vitale pour les poissons en condition d'anaérobie en milieu naturel (Vornanen *et al.*, 2011). Zhou *et al.* (2000) rapportent que la réserve de glycogène dans les muscles et le foie du poisson serait la principale source d'énergie mobilisée en condition anaérobie, lors d'une demande en ATP. Le glycogène est accumulé dans différents organes d'un poisson comme les branchies, le muscle et le foie (Polakof *et al.*, 2007; Vornanen *et al.*, 2011). Cependant, le foie et le muscle squelettique seraient les sites majeurs de stockage du glycogène (Berg *et al.*, 2002). La concentration du glycogène serait plus élevée dans le foie que dans le muscle.

Par contre, plus de glycogène serait emmagasiné dans le muscle puisqu'il y a beaucoup de muscle dans l'organisme. Le foie aurait cependant un taux de renouvellement du glycogène plus rapide que le muscle blanc (Polakof *et al.*, 2007). En somme, le glycogène est une importante réserve de carburant et le glucose obtenu à partir du glycogène est facilement mobilisé et utilisé pendant un effort intense, une privation en nourriture et/ou en condition anaérobie.

La survie des poissons en condition d'hypoxie dépendrait de la réserve initiale de glycogène et d'une bonne mobilisation durant l'hypoxie (Zhou *et al.* 2000). En effet, la carpe commune (*Cyprinus carpio*), exposée expérimentalement à l'hypoxie, a démontré une baisse du glycogène dans le foie après 6 heures de traitement à $0,5 \text{ mgL}^{-1}$ d' O_2 . Vornanen *et al.* (2011) soulèvent le fait que la mobilisation du glycogène dans le muscle, en condition hypoxique, a besoin d'être davantage examinée. En effet, ces travaux sur le carassin (*Carassius carassius L.*), une espèce tolérante à l'hypoxie, montrent que la concentration de glycogène dans le foie et le muscle ne serait pas dépendante de la taille corporelle du poisson. De plus, ces auteurs rapportent que pour les petits poissons, le foie représenterait environ 68 % de la réserve du glycogène et que pour les gros poissons, ce serait le muscle blanc qui emmagasinerait environ 57 % de cette énergie. Ils observent également que certains tissus avaient de 2 à 10 fois plus de glycogène en hiver qu'en été. Cependant, en plus de la différence saisonnière sur la concentration en glycogène dans les poissons, Polakof *et al.* (2007) rapportent qu'il y a des différences journalières. En effet, cela résulterait de l'ajustement des processus vitaux internes en relation au milieu de vie. L'étude de Polakof *et al.* (2007) sur la truite arc-en-ciel (*Oncorhynchus mykiss*), utilise une méthode de privation en nourriture pour étudier les rythmes journaliers dans l'énergie et le métabolisme. La privation de la nourriture, à court terme, n'aurait pas d'effet significatif sur la concentration du glycogène hépatique. Ils notent cependant une légère augmentation du glycogène dans le foie pour les poissons privés puis nourris et une hausse la nuit pour les poissons qui étaient nourris. Pour le muscle, la concentration de glycogène semblerait être assez stable (Polakof *et al.*, 2007).

1.1.3.2 *Activité LDH*

La LDH (lactate déshydrogénase) est une enzyme qui convertit le pyruvate en lactate. Elle est l'étape finale de la glycolyse en condition anaérobie (Berg *et al.*, 2002). L'augmentation de l'activité LDH est un indicateur de l'utilisation du métabolisme anaérobie (Cooper *et al.*, 2002) et devient, entre autres, un bon bio-indicateur lorsqu'un organisme est en situation d'hypoxie. Cooper *et al.* (2002) ont montré que l'activité de la LDH avait augmenté chez *Leiostomus xanthurus* dans les muscles blancs et les branchies lors d'une exposition à $0,8 \text{ mgL}^{-1}$ d' O_2 dans l'eau. Greany *et al.* (1980) ont également rapporté une augmentation de l'activité LDH chez un poisson tolérant à l'hypoxie, le choquemort (*Fundulus heteroclitus*), après une exposition à long terme (28 jours) à de faibles concentrations d'oxygène. Cependant, après 35 jours d'exposition à l'hypoxie, l'activité LDH est retournée au niveau de condition de contrôle expérimentale (Greany *et al.*, 1980). Almeida-Val *et al.* (2011) rapportent que l'hypoxie peut altérer l'expression du gène de l'activité LDH. En effet, pour un temps d'acclimatation donné, l'expression du gène peut-être variable selon le stade de vie du poisson. Un jeune poisson versus un plus âgé peut donc avoir des réponses physiologiques différentes pour survivre à l'hypoxie.

1.1.3.3 *Isotopes stables*

L'utilisation des ratios signaux isotopiques de tissus s'avère être un outil efficace pour obtenir davantage d'information de l'utilisation de l'environnement faite par le poisson. En effet, la signature du $\delta^{13}\text{C}$ du carbone inorganique dissout de l'eau (CID) devient plus négative dans les lacs hypoxiques et ce signal se transfère dans la chaîne alimentaire jusqu'au poisson (Lennon *et al.*, 2006). Un poisson qui ingère une nourriture qui aura été en contact avec une zone hypoxique aura donc un signal du $\delta^{13}\text{C}$ du muscle plus négatif. Le $\delta^{13}\text{C}$ du muscle nous renseigne donc sur la provenance de la nourriture ingérée et nous renseigne à savoir si le poisson a potentiellement fréquenté la zone hypoxique. Le signal du $\delta^{13}\text{C}$ de l'otolithe est utilisé comme indicateur de l'environnement du poisson (Solomon *et al.*, 2006; Dufour *et al.*, 2007). En effet, la signature du $\delta^{13}\text{C}$ de l'otolithe devrait refléter le ratio isotopique du CID de l'eau.

Un poisson ayant fréquenté une eau hypoxique devrait avoir un signal isotopique du $\delta^{13}\text{C}$ de l'otolithe plus négatif. Le $\delta^{13}\text{C}$ de l'otolithe est également utilisé comme un indicateur de l'activité de nage chez les poissons (Sherwood et Rose, 2003; Solomon *et al.*, 2006). La contribution métabolique qui augmente avec l'activité de nage du poisson rend le $\delta^{13}\text{C}$ de l'otolithe plus négatif. L'utilisation des signaux isotopiques du $\delta^{13}\text{C}$ de tissus devient alors très intéressante afin de mieux interpréter les réponses des poissons face à l'hypoxie en milieu naturel.

1.2 Objectifs de l'étude

Dans cette étude, nous nous sommes intéressés à l'omble de fontaine (*Salvelinus fontinalis*) puisque c'est une espèce sensible aux faibles concentrations d'oxygène (Raleigh, 1982; Spoor, 1990). Nous nous sommes interrogés sur la possibilité que l'omble de fontaine fréquente ou même exploite les zones hypoxiques présentes dans la plupart des lacs. Si oui, quels effets physiologiques aurait-elle sur l'omble? Dans cette étude nous avons combiné l'utilisation de bioindicateurs de stress physiologique et de traceurs isotopiques afin d'améliorer la compréhension des réponses physiologique en les associant à l'utilisation de l'habitat par le poisson. Nos objectifs étaient de : 1) quantifier l'hypoxie dans les lacs, 2) mesurer les traceurs isotopiques et 3) mesurer les bioindicateurs de stress physiologique. Nos prédictions étaient que pour les lacs hypoxiques : 1) les signaux isotopiques du $\delta^{13}\text{C}$ du muscle blanc et de l'otolithe seraient plus négatifs, 2) le glycogène du foie et du muscle blanc serait moins concentré, 3) l'activité de la LDH serait plus élevée et 4) ΔMO serait plus élevé et associé à une activité de nage réduite. De plus, étant donné qu'il existe une variabilité interspécifique dans la sensibilité des réponses à l'hypoxie, nous avons comparé la réponse physiologique de la perchaude (*Perca flavescens*), une espèce plus tolérante à l'hypoxie (Robert *et al.*, 2009 et 2012) avec celle de l'omble de fontaine. Nos objectifs étaient donc de mesurer les bioindicateurs de stress physiologique chez la perchaude et de les comparer à l'omble, et de quantifier l'hypoxie dans les lacs d'où proviennent les perchaudes. On s'attendait à ce que les réponses physiologiques soient plus accentuées chez l'omble de fontaine comparativement à la perchaude.

CHAPITRE II

EFFETS DE L'HYPOXIE SUR L'OMBLE DE FONTAINE (*SALVELINUS FONTINALIS*) DANS DES LACS BORÉAUX

Article en attente de soumission au
Journal canadien des sciences halieutiques et aquatiques

Dave Gadbois-Côté, Gilbert Cabana, Hélène Glémet

Département des sciences de l'environnement, Laboratoire d'écophysiologie et d'évolution moléculaire, Université du Québec à Trois-Rivières, 3351 des Forges, Trois-Rivières, Québec, Canada, G9A 5H7.

Résumé

Les objectifs de cette étude étaient d'examiner les réponses physiologiques de l'omble de fontaine dans six lacs du Bouclier canadien présentant un gradient d'hypoxie variable à l'aide de bioindicateurs et de traceurs isotopiques. Les taux de glycogène (hépatique et musculaire), des mesures de l'activité LDH, ainsi que les signaux isotopiques du $\delta^{13}\text{C}$ du muscle blanc et de l'otolithe ont été utilisés pour examiner les effets physiologiques de l'hypoxie. L'utilisation des signaux de $\delta^{13}\text{C}$ du muscle blanc et de l'otolithe a été réalisée afin de mieux comprendre l'utilisation de l'environnement faite par les ombles dans les lacs. La différence des ratios isotopique du $\delta^{13}\text{C}$ du muscle blanc et des otolithes (ΔMO) a été utilisée comme une mesure reflétant l'activité métabolique. Les résultats du $\delta^{13}\text{C}$ du muscle suggèrent que les ombles de fontaine se nourrissent de nourriture ayant été en contact avec les zones hypoxiques. Les ombles mâles auraient une concentration de glycogène hépatique plus élevée dans les lacs hypoxiques. Ceci serait associé à une activité métabolique plus réduite démontrée par un ΔMO plus élevé. Nos résultats suggèrent que l'omble de fontaine ferait preuve de comportement d'évitement face aux zones hypoxiques en milieu naturel. Les résultats proposent que l'utilisation des signatures isotopiques du carbone contribue à améliorer la compréhension des réponses physiologiques des poissons face à l'hypoxie en milieu naturel.

Mots-clés : Hypoxie, omble de fontaine (*Salvelinus fontinalis*), glycogène, activité LDH, $\delta^{13}\text{C}$, muscle blanc, otolithe, isotopes du carbone.

Introduction

L'hypoxie, ou faible concentration en oxygène, menace de plus en plus les écosystèmes aquatiques à travers le monde (Diaz, 2001; Pollock *et al.*, 2007; Arend *et al.*, 2011). Par conséquent, beaucoup d'espèces de poissons sont touchées par cette problématique. Deux options se présentent aux poissons qui font face à une zone hypoxique : fuir ou subir. Par exemple, l'achigan à grande bouche (*Micropterus salmoides*) se déplace pour fuir les zones hypoxiques (Burleson *et al.*, 2001) et la sole commune devient immobile (Dalla Via *et al.*, 1998). L'hypoxie peut alors exclure les poissons de leur habitat ou les contraindre. Dans le cas où le poisson se trouve sous une concentration d'oxygène non optimale, des effets physiologiques pourront être détectables dans le métabolisme puisqu'ils seront laissés par l'utilisation de la voie anaérobie (Nilsson et Ostlund-Nilsson, 2008). De nombreuses études en laboratoire rapportent l'utilisation des bioindicateurs de stress physiologique afin d'en comprendre les réponses face à l'hypoxie. Le niveau de glycogène s'avère être un bioindicateur de choix puisqu'il serait une source d'énergie vitale pour les poissons en condition d'anaérobie en milieu naturel (Vornanen *et al.*, 2011). Les réserves de glycogène dans le foie et le muscle seraient la principale source d'énergie en condition anaérobie (Zhou *et al.*, 2000). Afin de vérifier s'il y a utilisation du métabolisme anaérobie lorsqu'un organisme est en situation d'hypoxie, la lactate déshydrogénase (LDH) est souvent utilisée dans les études. En effet, elle est utilisée comme bioindicateur de stress hypoxique puisque l'augmentation de son activité enzymatique reflète l'utilisation du métabolisme anaérobie (Cooper *et al.*, 2002). Il est alors possible de détecter de telles réponses dans un contexte de milieu naturel avec les mêmes outils. Un poisson qui exploiterait une zone hypoxique en milieu naturel devrait donc avoir des réponses allant dans le même sens que les résultats de laboratoire. Pollock *et al.* (2007) suggéraient même la nécessité de valider les études laboratoires sur le terrain.

Cependant, si un poisson décidait de fuir la zone hypoxique comme il est possible de le faire en nature, il pourrait alors être plus difficile d'utiliser des bioindicateurs pour détecter les effets physiologiques de l'hypoxie sur celui-ci. Pour cette raison, l'utilisation des ratios isotopiques de tissus s'avère être un outil efficace pour obtenir davantage

d'information de l'utilisation de l'environnement faite par le poisson. La signature du $\delta^{13}\text{C}$ du carbone inorganique dissout de l'eau (CID) devient plus négative dans les lacs hypoxiques et ce signal se transfère potentiellement dans la chaîne alimentaire jusqu'au poisson (Lennon *et al.*, 2006). Un poisson qui ingère une nourriture qui aura été en contact avec une zone hypoxique aura donc un signal du $\delta^{13}\text{C}$ du muscle plus négatif. Le $\delta^{13}\text{C}$ du muscle nous renseigne donc sur la provenance de la nourriture ingérée et nous renseigne à savoir si le poisson a potentiellement fréquenté la zone hypoxique. Le signal du $\delta^{13}\text{C}$ de l'otolithe est utilisé comme indicateur de l'environnement du poisson (Solomon *et al.*, 2006; Dufour *et al.*, 2007). En effet, la signature du $\delta^{13}\text{C}$ de l'otolithe devrait refléter le ratio isotopique du CID de l'eau. Un poisson ayant fréquenté une eau hypoxique devrait avoir un signal isotopique du $\delta^{13}\text{C}$ de l'otolithe plus négatif. Le signal du $\delta^{13}\text{C}$ de l'otolithe serait ainsi dépendant de la proportion du carbone qui est métaboliquement dérivé vers l'otolithe en fonction de l'intensité du métabolisme. Le $\delta^{13}\text{C}$ de l'otolithe est également utilisé comme un indicateur de l'activité de nage chez les poissons (Sherwood et Rose, 2003; Solomon *et al.*, 2006). La contribution métabolique qui augmente avec l'activité de nage du poisson rend le $\delta^{13}\text{C}$ de l'otolithe plus négatif. Nous proposons ici d'utiliser la différence des signaux isotopiques du $\delta^{13}\text{C}$ du muscle et du $\delta^{13}\text{C}$ de l'otolithe (ΔMO) comme une mesure reflétant l'activité métabolique du poisson. Plus grand sera ΔMO , plus importante sera la contribution du CID de l'eau au carbone métaboliquement dérivé vers l'otolithe puisque ce poisson serait moins mobile. Au contraire, un poisson plus actif aurait un ΔMO plus petit puisque le carbone métaboliquement dérivé vers l'otolithe proviendrait davantage du muscle.

Le présent projet s'est inspiré de la problématique du Touladi (*Salvelinus namaycush*) qui est un salmonidé sensible aux faibles concentrations en oxygène. Un niveau d'oxygène adéquat ($\sim 7 \text{ mgL}^{-1}$) est requis pour le maintien de ses besoins métaboliques (Evans, 2007). En effet, celui-ci voit son habitat optimal très réduit lorsque la température et l'oxygène deviennent non optimaux (Dillon *et al.*, 2003). Dans cette étude, nous nous sommes intéressés à l'omble de fontaine (*Salvelinus fontinalis*) qui est également un salmonidé sensible aux faibles concentrations en oxygène (Raleigh, 1982;

Spoor, 1990). L'omble de fontaine est une espèce importante pour le Parc national de la Mauricie (Québec, Canada) qui présente un gradient d'hypoxie variable dans ses lacs et certains d'entre eux sont très fortement touchés. L'étude de Bertolo *et al.* (2008), menée dans le Parc, rapporte que l'extinction de l'omble de fontaine dans certains lacs pouvait être associé à des épisodes d'anoxie hivernale (winter kill). Il devient alors intrigant de savoir quels effets physiologiques pourraient se cacher derrière l'extinction de l'omble dans ces lacs lorsque les ombles n'ont aucun choix que de fréquenter une zone hypoxique. Nous nous sommes alors demandé si l'omble de fontaine fréquentait ou même exploitait les zones hypoxiques et si oui, quels effets physiologiques seraient détectable. Au contraire, il se pourrait que l'omble de fontaine évite tout simplement les zones hypoxiques et qu'aucuns effets physiologiques ne soient détectables. Cependant, utiliser uniquement les profils physico-chimiques limite la détermination de la localisation du poisson. C'est pourquoi nous proposons l'utilisation de bioindicateurs de stress physiologique et de traceurs isotopiques. Nos objectifs étaient de : 1) quantifier l'hypoxie dans les lacs, 2) mesurer le traceur isotopique du $\delta^{13}\text{C}$ du muscle blanc et de l'otolithe et 3) mesurer les bioindicateurs de stress physiologique. Nos hypothèses étaient que pour les lacs hypoxiques : 1) les signaux isotopiques du $\delta^{13}\text{C}$ du muscle blanc et de l'otolithe seraient plus négatifs, 2) le glycogène du foie et du muscle blanc serait moins concentré, 3) l'activité de la LDH serait plus élevée et 4) ΔMO serait moins élevé.

Matériel et méthodes

Sites à l'étude

Cette étude a été menée sur six lacs du Bouclier canadien situés dans le Parc national de la Mauricie au Québec (Figure 1, Tableau 1). Ces lacs sont oligotrophes et sans développement sur leurs bassins versants. Le choix des lacs était basé sur leurs profils verticaux d'oxygène et de température (Annexe – Figure 1). Les profils physico-chimiques (oxygène, température et pH) ont été réalisés à l'aide d'une multisonde (YSI modèle 6600-M) du 19 au 30 septembre 2011. Les mesures ont été prises dans la zone la

plus profonde des lacs à tous les mètres à partir du fond. Une concentration d'oxygène de moins de 5 mgL^{-1} était requise afin de retrouver un volume d'eau hypoxique qui était susceptible d'affecter les ombles de fontaine (Raleigh, 1982; Spoor, 1990).

Échantillonnage

La capture des poissons s'est déroulée du 20 septembre au 6 octobre 2011. Les ombles de fontaine ont été capturés à l'aide de filet trappe (type Alaska, 42'' × 72'', ailes de 50', mailles de ½'') à environ 4 m de profondeur dans tous les lacs. Lorsque les filets trappes étaient relevés, les ombles capturés étaient transférés dans une cage de rétention pendant un minimum de 24 heures. Un total de 95 ombles de fontaine a été capturé dans les 6 lacs. Tous les poissons furent sacrifiés par un coup porté à la tête et suivi d'une dislocation cervicale. Les poissons ont été pesés, mesurés et sexés. Le poids des gonades (g) a également été mesuré puisque les ombles de fontaine étaient en période de reproduction. Un prélèvement de muscle blanc (sans peau) a été effectué sur le côté gauche de chaque poisson à partir de la nageoire dorsale jusqu'à la nageoire adipeuse. Le foie était également prélevé. Sur le terrain les tissus étaient préservés sur glace sèche et ensuite conservés à -80°C jusqu'aux analyses. Au laboratoire, un otolith sagittal a été prélevé sur environ 5 individus sélectionnés de façon arbitraire dans chaque lac.

Analyses laboratoires

Analyse des bioindicateurs

La concentration de glycogène dans le foie et le muscle blanc (95 individus) a été analysée par l'hydrolyse du glycogène en glucose selon les méthodes de Foster et Moon (1987), et de Bleau *et al.* (1995). Les échantillons de foie et de muscle blanc ont été broyés (~50 mg poids humide) et hydrolysés avec une enzyme (amyloglucosidase d'*Aspergillus niger*) à un pH de 4,5 dans une solution tampon d'acétate de sodium dans les conditions optimales suivantes : 20 µl d'homogénat, 100 µl, de solution tampon, 173 µl d'amyloglucosidase). Les homogénats ont été centrifugés à 2300 G pendant

10 minutes. Un test de glucose commercial (Gluc-Pap de Randox Laboratories Ltd.) a permis de colorer le glucose afin d'en mesurer sa concentration, par l'absorbance à 500 nm, à l'aide d'un spectrophotomètre (UV-visible Cary 100 Bio de Varian Inc.). Une courbe standard a été construite par l'hydrolyse d'un glycogène commercial (Foie de lapin, Type III). La concentration de glycogène a été exprimée en mgL^{-1} . Les produits provenaient tous de Sigma®.

L'activité LDH présente dans le muscle blanc (95 individus) a été mesurée en suivant la réduction du pyruvate, et ce, basée sur la méthode de Zhou *et al.* (2000). Les échantillons de muscle blanc (~100 mg poids humide) ont été homogénéisés dans une solution tampon d'imidazole (50 mM, pH de 7,2) et centrifugés à 2000 G pendant 5 minutes. Les conditions optimales suivantes ont été respectées : Lactate déshydrogénase (EC 1.1.1.27); 50 mM imidazole, pH ajusté à 20 °C, 0,2 mM NADH et 100 mM d'acide pyruvique (omis lors du contrôle). L'activité maximale a été déterminée à 20 °C en suivant la diminution d'absorbance du NADH à une longueur d'onde de 340 nm à l'aide d'un spectrophotomètre (UV-visible Cary 100 Bio de Varian Inc.). Une dilution optimale de 1:500 de l'homogénat a été faite à l'aide d'imidazole pour obtenir une lecture de pente linéaire s'étalant sur 3 minutes. L'activité maximale de la LDH a été exprimée en $U = \mu\text{Mol min}^{-1} \text{g}^{-1}$ de muscle blanc pour chaque individu. Les produits provenaient tous de Sigma®.

Analyses isotopiques

Le $\delta^{13}\text{C}$ du muscle blanc de 28 individus a été analysé. Les échantillons de muscle ont été séchés à l'étuve (~76 h) à une température de 60 °C. Une fois séchés, les muscles ont été broyés en poudre à l'aide d'un mortier et d'un pilon et conservés dans un flacon de verre (19 × 51 mm 2 drams; Fisherbrand). Une fraction (0,9 à 1,2 mg) de chaque échantillon a été encapsulé (8 × 5 mm; Bn 202723; ISOMASS). Les capsules ont été analysées au laboratoire du RIVE de l'Université du Québec à Trois-Rivières (Québec, Canada) par un spectromètre de masse (Thermo Scientific model Delta V Plus Isotope Ration Mass Spectrometry). Le $\delta^{13}\text{C}$ du muscle blanc a été exprimé en ‰.

Le $\delta^{13}\text{C}$ de l'otolithe de 28 individus a été analysé selon la quantification du $\delta^{13}\text{C}$ de la phase gazeuse produite par l'acidification de l'otolithe. Les otolithes sagittaux ont été broyés au complet afin d'obtenir une signature moyenne de $\delta^{13}\text{C}$. Les analyses ont été effectuées au laboratoire d'isotopes stables de G.G. Hatch à la faculté des Sciences de l'université d'Ottawa (Québec, Canada) par chromatographie en phase gazeuse (Delta XP et Gas bench II, Thermo Finnigan). Le $\delta^{13}\text{C}$ de l'otolithe a été exprimé en ‰.

Analyses statistiques

Le pourcentage du volume d'eau hypoxique (%VH) de chaque lac a été utilisé comme variable explicative pour analyser la réponse des bioindicateurs et des signatures isotopiques. Le %VH a été calculé à partir de la profondeur à laquelle la masse d'eau avait 5 mgL^{-1} ou moins d'oxygène dissout (volume hypoxique/volume total du lac). Nous avons considéré la variable sexe dans nos analyses puisque les ombles de fontaine ont été capturés en période de reproduction.

Des modèles linéaires mixtes généralisés (Glmm, Zuur *et al.*, 2009) ont été utilisés pour l'analyse des résultats. L'analyse des réponses des 2 bioindicateurs, glycogène et activité LDH, en fonction du %VH ($n = 95$) a d'abord été effectuée. Pour la concentration de glycogène hépatique, la concentration de glycogène musculaire et l'activité LDH, plusieurs combinaisons de modèles ont été testées comprenant les variables suivantes : longueur totale, sexe, %VH et l'interaction du sexe avec le %VH. Pour l'activité LDH seulement, nous avons testé en plus le pH moyen et la température (Panepucci *et al.*, 2000) moyenne de l'eau excluant la zone hypoxique. Ceci afin de vérifier si l'activité LDH pouvait être influencée par ces deux variables. Ensuite, le $\delta^{13}\text{C}$ musculaire, le $\delta^{13}\text{C}$ otolithaire et le ΔMO ont été analysés en fonction du %VH sur 28 individus. Les modèles testés comprenaient les variables suivantes : longueur totale, sexe, %VH et l'interaction du sexe avec le %VH. Finalement, nous avons testé de nouveau les 2 bioindicateurs ($n = 28$) avec ΔMO ($n = 28$). Les modèles testés comprenaient les variables suivantes : longueur totale, sexe, %VH, l'interaction du sexe avec le %VH, ΔMO et l'interaction de ΔMO avec le sexe.

Pour tous les modèles, la variable lac a été placée en effet aléatoire sur l'ordonnée à l'origine (Pinheiro et Bate, 2000; Zuur *et al.*, 2009) afin de tenir compte que les individus appartiennent à des lacs différents (échantillons non indépendants, données emboîtées des individus par lacs). La comparaison des modèles a été faite en fonction du Critère d'Information Akaike corrigé pour les petits échantillons (AIC_c) (Burnham et Anderson, 2002). Le meilleur modèle est celui présentant le plus petit AIC_c . Le poids Akaike a été utilisé dans la sélection des meilleurs modèles pour examiner la probabilité qu'un modèle soit le meilleur parmi l'ensemble des modèles testés (Burnham et Anderson, 2002). Lorsqu'ils y avaient des modèles compétitifs au niveau de l' AIC_c ($\Delta AIC_c < 2$), l'inférence multi-modèle a été utilisée pour estimer l'importance des variables (probabilité de la variable à faire partie du meilleur modèle, Burnham et Anderson, 2002). La validation de l'homogénéité des variances a été faite par l'examen visuel des résidus en fonction des valeurs prédites et des variables explicatives. Finalement, un R^2 marginal et un R^2 conditionnel ont été produits afin d'examiner si le comportement des variables réponses était dû à la partie fixe (R^2 marginal) ou à la partie fixe et aléatoire (R^2 conditionnel) des meilleurs modèles retenus (Nakagawa et Schielzeth, 2013). Les analyses ont été effectuées en utilisant le logiciel R (R Core Team 2010; lme4 et MuMin package).

Résultats

Analyse des bioindicateurs

Glycogène hépatique

Dix modèles ont été testés sur le glycogène hépatique ($n = 95$) et deux d'entre eux étaient situés à l'intérieur de l'intervalle de confiance de 95 % des modèles (poids Akaike). Deux modèles étaient fortement plausibles (Annexe – Tableau 1). Le meilleur modèle (R^2 marginal = 0,26; R^2 conditionnel = 0,54) qui explique la variation du glycogène hépatique est celui incluant le sexe, le %VH et l'interaction du sexe avec le %VH. En effet, la longueur totale dans le modèle #2 (Annexe – Tableau 1) n'améliore pas d'une façon significative la plausibilité du modèle #1 (Annexe – Tableau 1), qui est

donc à retenir comme le meilleur pour des raisons de parcimonie. Le glycogène hépatique des individus de sexe mâle était positivement corrélé au %VH alors qu'aucune tendance n'était visible pour les femelles (Figure 2 et Tableau 2). Malgré une différence nette de pente observée chez les mâles, l'intervalle de confiance inclut la valeur zéro et indique que le sexe mâle à lui seul n'aurait pas d'effet significatif dans les modèles. Cependant, l'interaction du sexe mâle avec %VH suggère une légère différence de pente, montrant un effet significatif dans les modèles puisque de l'intervalle de confiance exclut la valeur zéro.

Glycogène musculaire et activité LDH

Dix modèles ont été testés sur le glycogène musculaire ($n = 95$) et quatre d'entre eux étaient situés à l'intérieur de l'intervalle de confiance de 95 % des modèles (poids Akaike). De ces quatre modèles, trois étaient fortement plausibles (Annexe – Tableau 2). Le meilleur modèle qui explique la variation du glycogène musculaire est celui incluant seulement la longueur totale (R^2 marginal = 0,14; R^2 conditionnel = 0,46). Aucune relation n'a été observée entre le glycogène musculaire et le %VH (Annexe – Figure 2).

Quarante modèles ont été testés sur l'activité LDH ($n = 95$) et 24 d'entre eux étaient situés à l'intérieur de l'intervalle de confiance de 95 % des modèles (poids Akaike). De ces vingt-quatre modèles, quatre étaient fortement plausibles (Annexe – Tableau 3). Le meilleur modèle qui explique la variation de l'activité LDH était celui incluant seulement la variable pH moyen de l'eau excluant la zone hypoxique (R^2 marginal = 0,10; R^2 conditionnel = 0,10). Aucune relation n'a été observée entre l'activité LDH et le %VH (Annexe – Figure 3).

Analyses isotopiques

$\delta^{13}C$ musculaire

Les signatures isotopiques du $\delta^{13}C$ du muscle blanc des 28 ombles de fontaine variaient de -37,36 à -26,03 ‰. Dix modèles ont été testés avec le $\delta^{13}C$ du muscle

($n = 28$) et quatre d'entre eux étaient situés à l'intérieur de l'intervalle de confiance de 95 % des modèles (poids Akaike). De ces quatre modèles, seulement un était fortement plausible avec aucun autre modèle concurrentiel (Annexe – Tableau 4). Le meilleur modèle qui explique la variation du $\delta^{13}\text{C}$ musculaire est celui incluant la variable %VH. Le $\delta^{13}\text{C}$ musculaire était négativement corrélé au %VH (Figure 3a; pente estimée de -0,14 avec erreur type de 0,028; R^2 marginal = 0,73; R^2 conditionnel = 0,89).

$\delta^{13}\text{C}$ otolithaire

Les signatures isotopiques du $\delta^{13}\text{C}$ des otolithes des 28 ombles de fontaine variaient de -19,96 à -15,37 ‰. Dix modèles ont été testés avec le $\delta^{13}\text{C}$ de l'otolithe ($n = 28$) et 5 d'entre eux étaient situés à l'intérieur de l'intervalle de confiance de 95 % des modèles (poids Akaike). De ces cinq modèles, seulement un était fortement plausible avec aucun autre modèle concurrentiel (Annexe – Tableau 5). Le meilleur modèle qui explique la variation du $\delta^{13}\text{C}$ de l'otolithe est celui incluant le %VH et la longueur totale (R^2 marginal = 0,42; R^2 conditionnel = 0,66). Le $\delta^{13}\text{C}$ de l'otolithe était positivement corrélé à la longueur totale des individus et négativement corrélé au %VH (Figure 3b et Tableau 3).

Relation entre le $\delta^{13}\text{C}$ musculaire et le $\delta^{13}\text{C}$ otolithaire

Une corrélation positive a été observée entre le $\delta^{13}\text{C}$ musculaire et le $\delta^{13}\text{C}$ otolithaire (Figure 3d; pente estimée de 2,06 avec erreur type de 0,36; $R^2 = 0,57$).

ΔMO

Dix modèles ont été testés avec ΔMO ($n = 28$) et trois d'entre eux étaient situés à l'intérieur de l'intervalle de confiance de 95 % des modèles (poids Akaike). De ces trois modèles, seulement un était fortement plausible avec aucun autre modèle concurrentiel (Annexe – Tableau 6). Le meilleur modèle qui explique la variation de ΔMO est celui incluant le %VH. ΔMO était positivement corrélée au %VH (Figure 3c,

pente estimée de 0,11 avec erreur type de 0,014; R^2 marginal = 0,77; R^2 conditionnel = 0,81).

Glycogène hépatique et ΔMO

Vingt-six modèles ont été testés sur le glycogène hépatique ($n = 28$) et ΔMO . Treize d'entre eux étaient situés à l'intérieur de l'intervalle de confiance de 95 % des modèles (poids Akaike). De ces treize modèles, trois étaient fortement concurrentiels (Annexe – Tableau 7). Le meilleur modèle qui explique la variation du glycogène hépatique est celui incluant les variables suivantes : sexe, ΔMO et l'interaction entre le sexe et ΔMO (R^2 marginal = 0,52; R^2 conditionnel = 0,64). Le glycogène hépatique était positivement corrélé à l'activité métabolique et à son interaction avec le sexe (Figure 4 et Tableau 4). Cependant, aucun des intervalles de confiance n'exclut la valeur zéro ce qui indique qu'aucun des facteurs n'avait un effet significatif dans les modèles.

Glycogène musculaire, activité LDH et ΔMO

Vingt-six modèles ont été testés pour chacun des deux biomarqueurs. Aucune corrélation de ΔMO ($n = 28$) n'a été observée pour le glycogène musculaire ($n = 28$) et l'activité LDH ($n = 28$).

Discussion

Bioindicateurs

Contrairement à notre hypothèse de départ sur la diminution de la concentration du glycogène hépatique dans les ombles de fontaine provenant des lacs hypoxique, les résultats suggèrent plutôt l'inverse. Ceci est observé particulièrement chez les individus de sexe mâle. Pour les femelles, la concentration de glycogène hépatique n'était pas affectée par le degré d'hypoxie des lacs. Le glycogène musculaire n'a présenté aucune relation avec le %VH. Cette absence de relation s'est également observée pour l'activité

LDH. Ceci suggère que les ombles de fontaine en milieu naturel, faisant face à des zones hypoxiques, n'utiliseraient pas la voie anaérobie au niveau du muscle blanc. Aucun épuisement du glycogène (hépatique et musculaire) n'a été observé et l'activité LDH ne s'est pas montrée plus élevée dans les lacs les plus hypoxiques. Ces observations contredisent nos hypothèses de départ sur ces deux bioindicateurs. Nos résultats vont à l'encontre des observations en laboratoire et suggèrent que les poissons en milieu naturel répondent différemment. En effet, les poissons soumis aux expériences laboratoire ne peuvent pas fuir les faibles concentrations d'oxygène auxquels ils sont exposés. Par exemple, l'étude de Johnston (1975) rapporte, chez la truite arc-en-ciel (*Oncorhynchus mykiss*), une diminution du glycogène musculaire (70-85 %) après avoir été exposée (1 h) à de faible concentration d'oxygène. Les poissons ont été placés par pair dans un contenant de 10 L. Sous de telles conditions, il serait possible que les réponses physiologiques face à l'hypoxie soient rapides et fortement accentuées.

L'activité LDH chez les ombles est identique entre les lacs si on corrige pour le pH. La présence d'un gradient de pH variable dans les lacs pourrait expliquer la présence d'un léger effet pH sur la modélisation de l'activité LDH. Il est possible qu'une (ou plusieurs) autre variable dans les lacs puisse également expliquer la variabilité intra-lac du glycogène musculaire et de l'activité LDH. Le fait que les ombles de fontaine étaient en période de reproduction durant l'échantillonnage, nous a amenés à vérifier si le développement des gonades aurait pu expliquer la variation du glycogène hépatique chez les mâles. Par exemple, il aurait pu être question d'investissement énergétique à la reproduction. Cependant, une analyse de la variance du poids des gonades (résultats non présentés) n'a montré aucune différence significative du poids des gonades mâles entre les lacs. Pour les femelles, l'analyse de la variance du poids des gonades (résultats non présentés) a montré que les femelles des lacs hypoxiques auraient un poids des gonades significativement plus élevé. Ce fait pourrait expliquer pourquoi les femelles ne suivent pas la même tendance que les mâles d'avoir une plus forte concentration en glycogène hépatique dans les lacs hypoxiques.

$\delta^{13}\text{C}$ musculaire et otolithaire

Les résultats du $\delta^{13}\text{C}$ du muscle blanc suggèrent que les ombles s'alimentent de nourriture ayant intégré le carbone recyclé par la respiration en lac hypoxique (Lennon *et al.*, 2006). Ceci suggère également que les ombles vont s'alimenter de nourriture benthique dans la zone hypoxique. En effet, l'étude de Glaz *et al.* (2012) rapporte que des ombles de fontaine provenant de 8 lacs du Bouclier canadien avaient un carbone dérivé principalement de macroinvertébrés benthiques (60 à 90 % de leurs diètes). Leurs signatures isotopiques du $\delta^{13}\text{C}$ du muscle blanc étaient situées à l'intérieur d'un intervalle de -31,1 à -26,2 ‰. Les résultats de notre étude montrent un intervalle de signaux du $\delta^{13}\text{C}$ du muscle comparable (-37,36 à -26,03 ‰). La nourriture benthique s'avèrerait être un aliment de choix pour les ombles de fontaine même quand ils font face à une zone hypoxique. Glaz *et al.* (2014) rapportent que, dans des lacs perturbés par la coupe forestière, l'omble de fontaine aurait un changement de diète vers une qui serait principalement composée de zooplancton. Ils rapportent également que le carbone organique dissout (COD) aurait augmenté à un certain moment dans ces lacs perturbés. Un an plus tard, le COD serait revenu au niveau d'origine et les ombles de fontaine seraient retournés à une alimentation principalement composée de nourriture benthique. Ils se pourraient que Glaz *et al.* (2014) aient observé un épisode où le niveau d'hypoxie, causé par l'augmentation du COD, était critique au point d'exclure totalement les ombles de fontaine de la zone hypoxique les privant ainsi de nourriture benthique. Cependant, il se pourrait également que le signal du $\delta^{13}\text{C}$ du muscle blanc soit transmis par un zooplancton se servant de la zone hypoxique comme milieu de vie (Vanderploeg *et al.*, 2009). Si le zooplancton migre dans la zone non hypoxique, il se pourrait que les ombles se nourrissent de celui-ci sans même fréquenter la zone hypoxique. Un tel scénario indiquerait que l'omble de fontaine ne visiterait aucunement les zones hypoxiques étant donné qu'aucune trace d'utilisation du métabolisme anaérobie n'a été détectée.

Les résultats du $\delta^{13}\text{C}$ des otolithes suggèrent que les signaux soient expliqués en partie par l'hypoxie, mais surtout par la longueur totale des individus. Puisque l'otolithe a été broyé dans sa totalité il se pourrait que cet élément méthodologique ait causé

l'importance de la longueur totale dans les modèles du $\delta^{13}\text{C}$ de l'otolithe. La signature de l'otolithe reflète une rétrospective des conditions de vie des poissons (Solomon *et al.*, 2006; Dufour *et al.*, 2007) et ceci suggère que l'âge des ombles de fontaine pourrait être un élément à prendre en considération pour améliorer la précision des modèles. Certains individus du lac Besace (faible hypoxie) montrent des signaux du $\delta^{13}\text{C}$ des otolithes comparables à ceux des individus du lac Benoît (forte hypoxie). Cette variabilité pourrait être expliquée par le fait que ces individus exploitent une zone du lac plus profonde où le $\delta^{13}\text{C}$ du CID de l'eau devient de plus en plus négatif (Lennon *et al.*, 2006). Les signatures du $\delta^{13}\text{C}$ des otolithes dans les lacs hypoxiques sont légèrement plus négatives et ceci pourrait suggérer que les ombles de fontaine fréquentent une zone où l'oxygène est encore suffisamment riche pour ne pas utiliser la voie anaérobie. Cette zone pourrait se situer très près de la zone hypoxique puisque les signaux des otolithes semblent indiquer un signal du CID de l'eau plus négatif. Comme la proportion de carbone métaboliquement dérivé vers l'otolithe peut varier selon la saison (Dufour *et al.*, 2007), il pourrait être intéressant d'utiliser les tranches de l'otolithe qui seraient associées aux saisons où les ombles de fontaine font face à la plus grande pression de la zone hypoxique. L'utilisation de la dernière tranche de croissance de l'otolithe pourrait améliorer la précision des signaux de $\delta^{13}\text{C}$ des otolithes en les associant ainsi à des événements hypoxiques (ou autres) produits plus récemment.

ΔMO

L'utilisation conjointe des signaux du $\delta^{13}\text{C}$ du muscle et de l'otolithe pour créer la variable ΔMO s'avère pertinente malgré la présence d'une certaine variabilité du signal de l'otolithe observée chez quelques individus. En effet, les résultats suggèrent une forte relation entre le %VH et ΔMO . Ceci suggère que les ombles de fontaine seraient moins actifs dans les lacs hypoxiques. Les résultats sur ΔMO suggèrent également un lien avec le glycogène hépatique. Ceci suggère que les individus les moins actifs en lacs hypoxiques possèdent une concentration de glycogène hépatique plus élevée et ceci est observé particulièrement chez les mâles. Le fait d'être plus actif résulterait d'une utilisation plus importante de cette réserve énergétique contrairement aux ombles moins

actifs. Les femelles montrent également une variabilité dans le ΔMO et ceci suggère également que les femelles seraient moins actives en lacs hypoxiques. Cependant, les femelles moins actives n'ont pas montré une concentration de glycogène hépatique plus élevée comme il est observé chez les mâles. Ceci pourrait être associé au fait que les femelles pourraient avoir fait un investissement énergétique dans les gonades. Malgré que les ombles de fontaine visitent possiblement la zone hypoxique pour se nourrir, la voie anaérobie ne serait pas utilisée par le métabolisme puisque les poissons ne se compromettraient pas assez longtemps dans la zone hypoxique. L'absence de relation du glycogène musculaire et de l'activité LDH avec ΔMO appuie également cet argument.

Il se pourrait qu'aucun effet significatif n'ait été observé dans les facteurs testés dans les modèles du glycogène hépatique et ΔMO dû à la faible taille de l'échantillon ($n = 28$). La forte différence de pente du glycogène hépatique qui a été observée entre les sexes de notre échantillon de 28 individus pourrait être appuyée avec l'observation d'une différence de pente entre les sexes qui est observée chez les 95 individus. Des tests supplémentaires devraient être menés pour vérifier ces observations.

Conclusion

Les résultats de cette étude permettent de faire des liens entre les observations laboratoires et ce qui se passe réellement en milieu naturel. L'omble de fontaine est considéré comme étant une espèce sensible aux faibles concentrations d'oxygène. Cependant, les résultats suggèrent que l'omble de fontaine ferait preuve de comportement d'évitement face à l'hypoxie en milieu naturel. Stoffels (2015) suggère qu'il existe des compromis physiologiques chez les poissons pouvant expliquer la résistance ou la résilience par rapport à l'hypoxie. Il propose également que les espèces ayant un mode de vie plus lent soient celles qui possèderaient des traits physiologiques qui procuraient une meilleure résistance à l'hypoxie. Nos résultats pourraient appuyer ces observations. Le rôle des études laboratoires est crucial et elles sont souvent construites pour refléter le mieux possible les conditions terrains. Elles permettent

d'établir des seuils à laquelle la physiologie des poissons réagit à des stress hypoxiques. Cependant la nécessité de valider les études sur le terrain comme le suggéraient Pollock *et al.* (2007) s'avère à être incontournable si l'on veut bien comprendre les réactions des poissons face à l'hypoxie en milieu naturel.

L'omble de fontaine préfère les eaux froides riches en oxygène et ils se pourraient, qu'à certains moments, la couche d'eau de l'épilimnion soit trop chaude. En effet, l'étude de Goyer *et al.* (2014) suggère que l'omble de fontaine adopte un comportement d'évitement envers une eau de l'épilimnion avoisinant les 22,4 °C. Il se pourrait que, durant l'été, les eaux de surface des lacs de notre étude atteignent cette température. Ceci amènerait les ombles de fontaine à être davantage confinés dans les lacs où l'hypoxie est sévère. La température pourrait être un élément très intéressant à inclure dans de futures études sur l'omble de fontaine puisque les changements climatiques ont le potentiel de réchauffer les eaux de surfaces (Magnuson *et al.*, 1997). Suite aux observations de notre étude, il se pourrait ainsi que l'omble de fontaine soit à l'aube de problème plus sévère.

Remerciements

Groupe de recherche interuniversitaire en limnologie et en environnement aquatique (GRIL), le Centre de recherche sur les interactions bassins versants-écosystèmes aquatiques (RIVE) situé à l'Université du Québec à Trois-Rivières. Parc national de la Mauricie (Parcs Canada). Michel Plante, coordonnateur de projet, et l'équipe terrain du Parc national de la Mauricie. CRSNG Découverte de Gilbert Cabana et Hélène Glémet.

Références

- Arend, K. K.; Beletsky, D.; Depinto, J.V.; Ludsin, S.A.; Roberts, J.J.; Rucinski, D.K.; Scavia, A.; Schwab, D.J.; Hook, T.O., 2011. Seasonal and interannual effects of hypoxia on fish habitat quality in central Lake Erie. *Freshwater Biology*, 56: 366-383.
- Bertolo, A.; Magnan, P.; Plante, M., 2008. Linking the occurrence of brook trout with isolation and extinction in small Boreal Shield lakes. *Freshwater Biology*, 53: 304-321.
- Bleau, H.; Daniel, C.; Chevalier, G.; Hontela, A., 1995. Effects of acute exposure to mercury chloride and methylmercury on plasma cortisol, T3, T4, glucose and liver glycogen in rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*). *Aquatic Toxicology*, 34: 221-235.
- Burleson M. L.; Wilhelm, D. R.; Smatresk, N. J., 2001. The influence of fish size on hypoxic avoidance and oxygen selection by largemouth bass, *Micropterus salmoides*. *Journal of Fish Biology*, 59: 1336-1349.
- Burnham, K.P.; Anderson, D.R., 2002. Model selection and multimodel inference: A practical information-theoretic approach, 2nd ed. Springer, New York.
- Cooper, R. U.; Clough, L. M.; Farwell, M. A.; West, T. L., 2002. Hypoxia-induced metabolic and antioxidant enzymatic activities in the estuarine fish *Leiostomus xanthurus*. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 279: 1-20.
- Dalla Via, J.; Van den Thillart, G.; Cattani, O.; Cortesi, P., 1998. Behavioural responses and biochemical correlates in *Solea solea* to gradual hypoxic exposure. *Canadian Journal of Zoology*, 76: 2108-2113.
- Diaz, J. R., 2001. Overview of hypoxia around the world. Symposium papers. *Journal of Environmental Quality*, 30: 275-281.
- Dillon, P.J.; Clark, B.J.; Molot, L.A.; Evans, H.E., 2003. Predicting the location of optimal habitat boundaries for lake trout (*Salvelinus namaycush*) in Canadian Shield lakes. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 60: 959-970.
- Dufour, E.; Gerdeaux, D.; M. Wurster, C., 2007. Whitefish (*Coregonus lavaretus*) respiration rate governs intra-otolith variation of $\delta^{13}\text{C}$ values in Lake Annecy. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 64: 1736-1746.

- Evans, D.O., 2007. Effects of hypoxia on scope-activity and power capacity of lake trout (*Salvelinus namaycush*). Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences. 64: 345-361.
- Foster, G.D.; Moon, T.W., 1987. Metabolism in sea raven (*Hemitripterus americanus*) hepatocytes: The effects of insulin and glucagon. General and Comparative Endocrinology. 66: 102-115.
- Glaz, P.; Sirois, P.; Nozais, C., 2012. Determination of food sources for benthic invertebrates and brook trout *Salvelinus fontinalis* in Canadian Boreal Shield lakes using stable isotope analysis. Aquatic Biology. 17: 107-117.
- Glaz, P.; Sirois, P.; Archambault, P.; Nozais, C., 2014. Impact of forest harvesting on trophic structure of Eastern Canadian Boreal Shield lakes: Insights from stable isotope analysis. PLOS ONE. 9(4): e96143. doi :10.1371/journal.pone.0096143.
- Goyer, K.; Bertolo, A.; Pepino, M.; Magnan, P., 2014. Effects of lake warming on behavioural thermoregulatory tactics in a cold-water stenothermic fish. PLOS ONE. 9(3): e92514. doi :10.1371/journal.pone.0092514.
- Johnston, I.A., 1975. Studies on the swimming musculature of the rainbow trout. II. Muscle metabolism during severe hypoxia. Journal of Fish Biology. 7: 459-467.
- Lennon J.T.; Faiia, A.M.; Feng, Xiahong; Cottingham, K.L., 2006. Relative importance of CO₂ recycling and CH₄ pathways in lake food webs along a dissolved organic carbon gradient. Limnology and Oceanography. 51(4): 1602-1613.
- Magnuson, J.J.; Webster, K.E.; Assel, R.A. Bowser, C.J.; Dillon, P.J.; *et al.*, 1997. Potential effects of climate changes on aquatic systems: Laurentian Great Lakes and Precambrian Shield Region. Hydrological Processes. 11: 825-871.
- Nakagawa, S.; Schielzeth, H., 2013. A general and simple method for obtaining R² from generalized linear mixed-effects models. Methods in Ecology and Evolution. 4: 133-142.
- Nilsson, G. E.; Östlund-Nilsson, S., 2008. Does size matter for hypoxia tolerance in fish? Biological Reviews. 83: 173-189.
- Panepucci, L.; Fernandes, M.N.; Sanches, J.R.; Rantin, F.T., 2000. Change in lactate dehydrogenase and malate dehydrogenase activities during hypoxia and after temperature acclimation in the armored fish, *Rhinelepis strigosa* (Siluriformes, Loricariidae). Revista brasileira de biologia. 60(2): 353-360.

- Pinheiro, J. C.; Bates, D. M., 2000. Mixed-effects models in S and S-plus. Springer, New York.
- Pollock, M. S.; Clarke, L. M. J.; Dubé, M. G., 2007. The effects of hypoxia on fishes: from ecological relevance to physiological effects. *Environmental Review*. 15: 1-14.
- R Development Core Team, 2010. A Language and Environment for Statistical Computing. Vienna, Austria. ISBN 3-900051-07-0, <http://www.r-project.org/>.
- Raleigh, R. F., 1982. Habitat suitability index models: Brook Trout. U.S. Fish and Wildlife Service. U.S. Department of the Interior. FWS/OBS-82/10.24.
- Sherwood, G.D.; Rose, G.A., 2003. Influence of swimming form on otolith $\delta^{13}\text{C}$ in marine fish. *Marine Ecology Progress Series*. 258: 283-289.
- Solomon, C.T.; Weber, P.K.; Cech, J.J.; Jr ; Ingram, B.L.; Conrad, M.E.; Machavaram, M.V.; Pogodina, A.R.; Franklin, R.L., 2006. Experimental determination of the sources of otolith carbon and associated isotopic fractionation. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*. 63: 79-89.
- Spoor, W.A., 1990. Distribution of fingerling brook trout, *Salvelinus fontinalis* (Mitchill), in dissolved oxygen concentration gradients. *Journal of Fish Biology*. 36: 363-373.
- Stoffels, R.J., 2015. Physiological trade-offs along a fast-slow lifestyle continuum in fishes: What do they tell us about resistance and resilience to hypoxia? *PLOS ONE*. 10(6) : e0130303. doi : 10.1371/journal.pone.0130303.
- Vanderploeg, H.A.; Ludsin, S.A.; Cavaletto, J.F.; Hook, T.O.; Pothoven, S.A.; Brandt, S.B.; Liebig, J.R.; Lang, G. A., 2009. Hypoxic zones as habitat for zooplankton in Lake Erie : Refuges from predation or exclusion zones? *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*. 381: S108-S120.
- Vornanen, M.; Asikainen, J.; Haverinen, J., 2011. Body mass dependence of glycogen store in the anoxia-tolerant crucian carp (*Carassius carassius* L.). *Naturwissenschaften*. 98: 225-232.
- Zhou, B. S.; Wu, R. S. S.; Randall, D.J.; Lam, P.K.S.; Ip, Y.K.; Chew, S.F., 2000. Metabolic adjustments in the common carp during prolonged hypoxia. *Journal of Fish Biology*. 57: 1160-1171.
- Zuur, A. F.; E. N. Ieno; N. J. Walker; A. A. Saveliev; G. M. Smith., 2009. Mixed effects models and extensions in ecology with R. Springer, New York. New York, USA.

Tableaux

Tableau 1 : Caractéristiques des 6 lacs à l'étude

	Benoît	Besace	Bouchard	Boyer	Écarté	Modène
Latitude (°N)	46° 44' 23"	46° 46' 38"	46° 45' 47"	46° 40' 51"	46° 45' 36"	46° 41' 11"
Longitude (°W)	72° 50' 35"	72° 51' 56"	72° 50' 28"	73° 01' 59"	72° 58' 11"	73° 02' 33"
Aire (m ²)	128097	157993	322666	53293	1330799	60213
Volume (m ³)	1127532	1370501	2345590	58686	10812913	144194
Secchi (m)	5,5	2,65	3,75	4,5	4,65	3
pH moyen	6,34	4,98	5,76	6,43	5,82	5,73
Z moyen (m)	7,4	9,3	5,9	1,4	8,5	3,1
Z max (m)	20	29,5	20	4,5	30	12,5
Z métalimnion (m)	4 à 8	3 à 7	3 à 7	n.a	5 à 9	4 à 8
Z hypoxique (m)*	7	23	7	n.a	23	5,5
% Surface hypoxique*	51,34	5,82	46,96	0	1,28	14,74
% Volume hypoxique*	42,78	1,85	36,67	0	0,58	11,03

* 5 mgL⁻¹ et moins en oxygène dissout; n.a : non applicable; Z : profondeur.

Tableau 2 : Résultats de l'inférence multi-modèle pour le glycogène hépatique

Paramètres	Estimé	IC inférieur	IC supérieur	Importance
Sexe mâle	0,2978	-0,1178	0,7133	0,99
%VH	-0,0006	-0,0261	0,025	0,98
Sexe mâle X %VH	0,026	0,0108	0,0412	0,98
Longeur totale	-0,3097	-1,3682	0,7444	0,26

L'estimation de chacune des variables est présentée avec l'intervalle de confiance ainsi que leur importance.

Tableau 3 : Résultats de l'inférence multi-modèle pour le $\delta^{13}\text{C}$ des otolithes

Paramètres	Estimé	IC inférieur	IC supérieur	Importance
Longueur totale	2,0584	0,1694	3,9474	0,72
%VH	-0,0389	-0,0692	-0,0085	0,74
Sexe mâle	-0,2083	-0,7572	0,3406	0,12

L'estimation de chacune des variables est présentée avec l'intervalle de confiance ainsi que leur importance.

Tableau 4 : Résultats de l'inférence multi-modèle pour le glycogène hépatique des 28 individus dont on connaît ΔMO

Paramètres	Estimé	IC inférieur	IC supérieur	Importance
ΔMO	0,1053	-0,117	0,3276	0,78
Sexe mâle	-0,0962	-3,0883	2,896	0,99
$\Delta\text{MO} \times \text{Sexe mâle}$	0,1968	-0,0098	0,4035	0,36
Longueur totale	-0,6282	-2,2492	0,9928	0,09
%VH	0,015	-0,0068	0,0369	0,08

L'estimation de chacune des variables est présentée avec l'intervalle de confiance ainsi que leur importance.

Description des figures

Figure 1 : Localisation des 6 lacs dans le Parc national de la Mauricie (Québec, Canada). Les lacs illustrés en rouge possèdent une zone hypoxique de moins de 5 mgL⁻¹ d'oxygène qui atteint le métalimnion, comparativement au lac illustré en bleu.

Figure 2 : Relation entre le glycogène hépatique (n = 95) des ombles de fontaine et le %VH des lacs. Le carré noir représente les mâles et les cercles ouverts, les femelles. Le trait noir continu représente la droite de régression chez les mâles et le trait pointillé, celle chez les femelles.

Figure 3 : Relation entre la signature isotopique des tissus de l'omble de fontaine et le %VH des lacs : a) $\delta^{13}\text{C}$ du muscle blanc; b) $\delta^{13}\text{C}$ de l'otolithe; c) ΔMO ; d) relation entre le $\delta^{13}\text{C}$ du muscle blanc et le $\delta^{13}\text{C}$ de l'otolithe. Les symboles représentent les lacs : □) Benoît; ○) Besace; Δ) Bouchard +) Boyer; ×) Écarté ◇) Modène. Le trait continu représente la droite de régression.

Figure 4 : Relation entre le glycogène hépatique et ΔMO de 28 individus d'omble de fontaine. Le carré noir représente les mâles et les cercles ouverts représentent les femelles. Le trait noir continu représente la droite de régression chez les mâles et le trait pointillé celle chez les femelles.

Figures

Figure 1

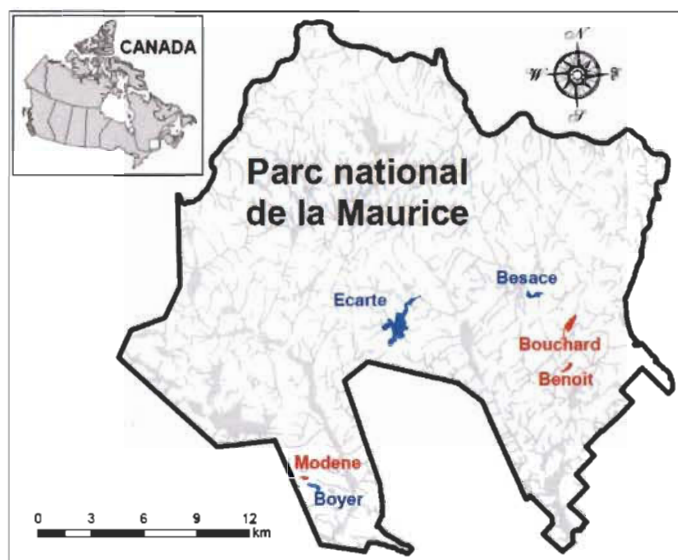


Figure 2

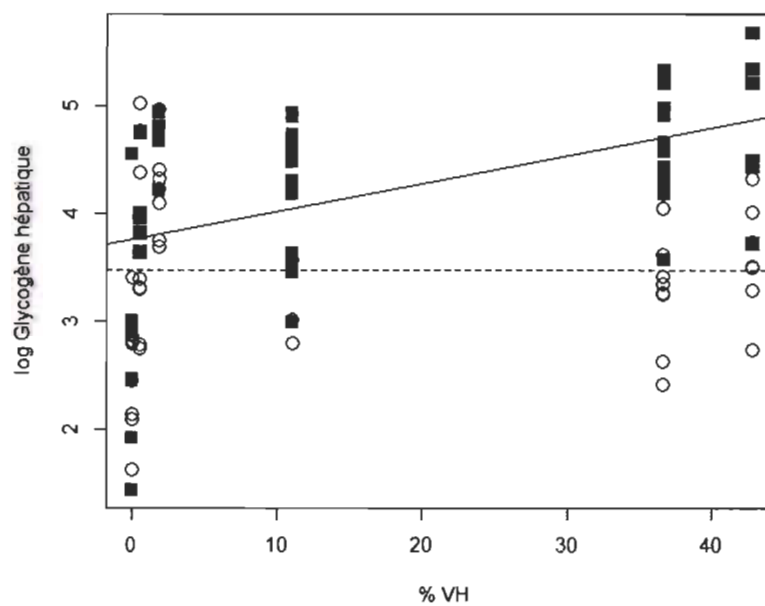


Figure 3

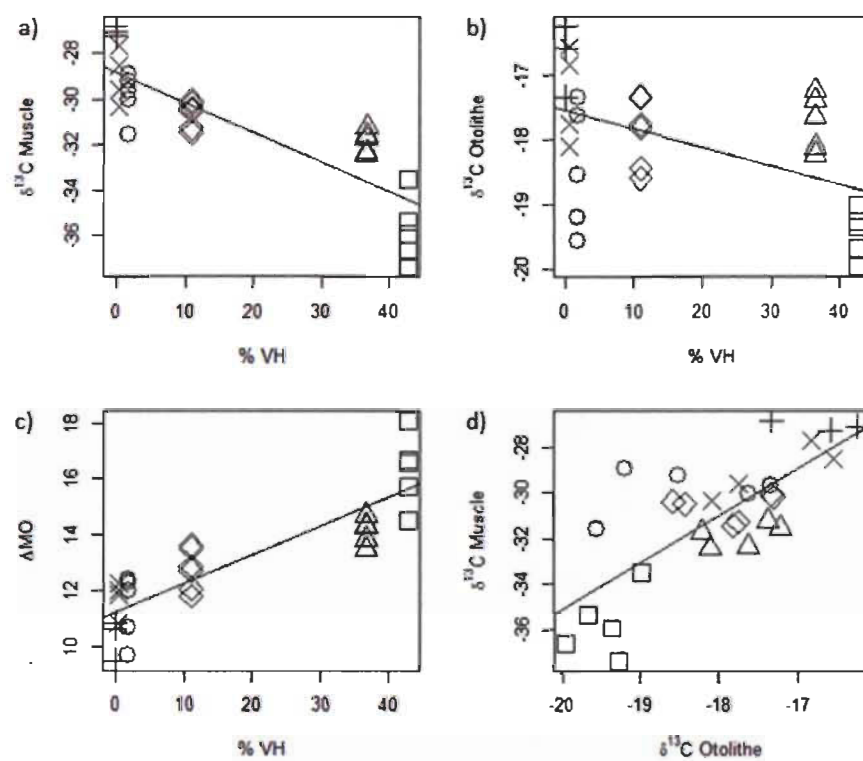
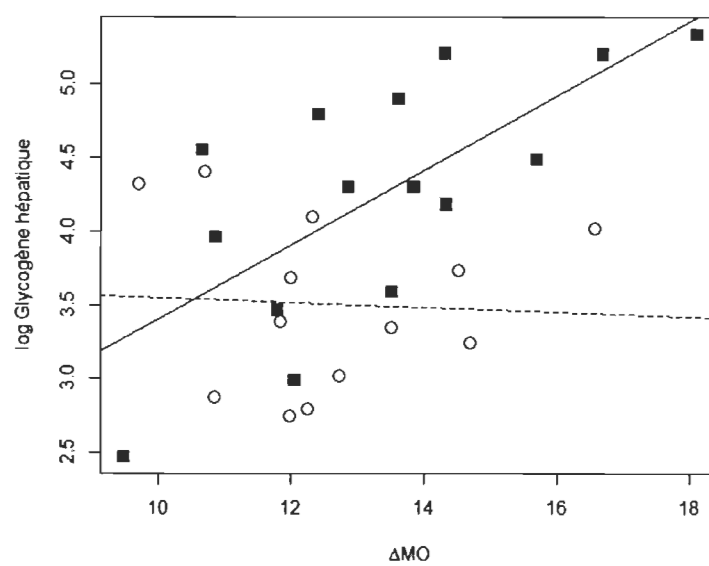


Figure 4



Annexe

Tableaux

Tableau 1 : Critères d'information d'Akaike et des valeurs de poids Akaike pour les modèles testés sur le glycogène hépatique (n = 95) situés à l'intérieur de l'intervalle de confiance de 95 % des modèles

Modèles	#	Log Likelihood	AIC c	Δ AIC c	Poids Akaike
Sexe + %VH + Sexe X %VH	1	-99,942	212,8	0	0,715
Longueur totale + Sexe + %VH + Sexe X %VH	2	-99,772	214,8	1,99	0,264

Tableau 2 : Critères d'information d'Akaike et des valeurs de poids Akaike pour les modèles testés sur le glycogène musculaire (n = 95) situés à l'intérieur de l'intervalle de confiance de 95 % des modèles

Modèles	#	Log Likelihood	AIC c	Δ AIC c	Poids Akaike
Longueur totale	1	-54,953	118,4	0	0,471
Longueur totale + %VH	2	-54,534	119,7	1,39	0,235
Longueur totale + Sexe	3	-54,7	120,1	1,72	0,199
Longueur totale + Sexe + %VH	4	-54,294	121,5	3,19	0,095

Tableau 3 : Critères d'information d'Akaike et des valeurs de poids Akaike pour les 4 modèles testés sur la LDH (n = 95) qui avaient un $\Delta AIC_c < 2$

Modèles	#	Log Likelihood	AIC c	$\Delta AIC c$	Poids Akaike
pH	1	-49,377	107,2	0	0,364
pH + Sexe	2	-48,885	108,4	1,25	0,195
Longueur totale + pH	3	-49,094	108,9	1,66	0,158
pH + %VH	4	-49,1	108,9	1,68	0,157

Tableau 4 : Critères d'information d'Akaike et des valeurs de poids Akaike pour les modèles testés sur le $\delta^{13}C$ musculaire (n = 28) situés à l'intérieur de l'intervalle de confiance de 95 % des modèles

Modèles	#	Log Likelihood	AIC c	$\Delta AIC c$	Poids Akaike
%VH	1	-44,187	98,1	0	0,588
Longueur totale + %VH	2	-44,028	100,8	2,67	0,155
Sexe + %VH	3	-44,125	101	2,86	0,14
Sexe + %VH + Sexe X %VH	4	-42,668	101,3	3,22	0,117

Tableau 5 : Critères d'information d'Akaike et des valeurs de poids Akaike pour les modèles testés sur le $\delta^{13}\text{C}$ otolithaire ($n=28$) situés à l'intérieur de l'intervalle de confiance de 95 % des modèles

Modèles	#	Log Likelihood	AIC c	$\Delta\text{AIC c}$	Poids Akaike
Longueur totale + %VH	1	-28,981	70,7	0	0,473
%VH	2	-31,636	73	2,32	0,148
Longueur totale	3	-31,777	73,3	2,6	0,129
Effet aléatoire seulement	4	-33,156	73,3	2,62	0,127
Longueur totale + Sexe + %VH	5	-28,696	73,4	2,7	0,123

Tableau 6 : Critères d'information d'Akaike et des valeurs de poids Akaike pour les modèles testés sur ΔMO ($n=28$) situés à l'intérieur de l'intervalle de confiance de 95 % des modèles

Modèles	#	Log Likelihood	AIC c	$\Delta\text{AIC c}$	Poids Akaike
%VH	1	-39,419	88,6	0	0,668
Longueur totale + %VH	2	-39,317	91,4	2,78	0,166
Sexe + %VH	3	-39,321	91,4	2,79	0,165

Tableau 7 : Critères d'information d'Akaike et des valeurs de poids Akaike pour les modèles testés sur le glycogène hépatique et ΔMO ($n=28$) qui avaient un $\Delta\text{AIC}_c < 2$

Modèles	#	Log Likelihood	AIC c	$\Delta\text{AIC c}$	Poids Akaike
$\Delta\text{MO} + \text{Sexe} + \Delta\text{MO} \times \text{Sexe}$	1	-22,787	61,6	0	0,364
$\Delta\text{MO} + \text{Sexe}$	2	-24,531	61,8	0,22	0,327
Sexe	3	-26,846	63,4	1,86	0,144

Figure

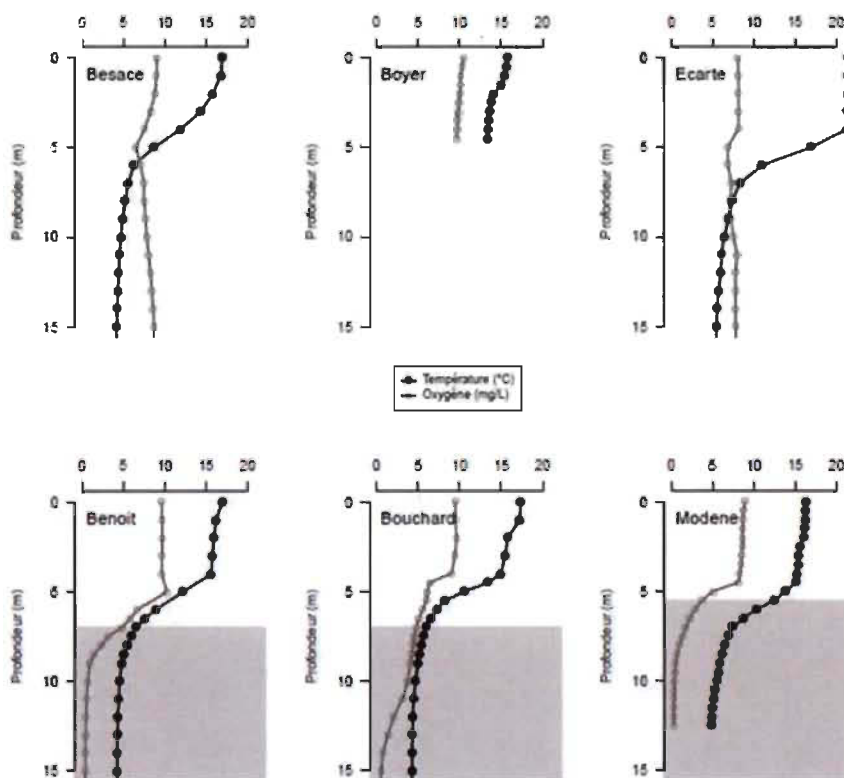


Figure 1 : Profil d'oxygène dissout et de température provenant des 6 lacs.
La zone ombragée correspond à la profondeur à laquelle l'oxygène dissout est moins de 5 mgL^{-1} .

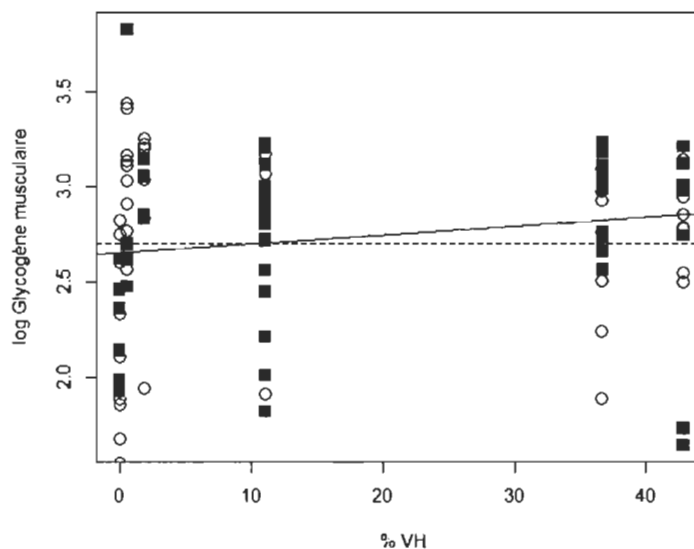


Figure 2 : Relation entre le glycogène musculaire (n = 95) des ombles de fontaine et le %VH dans les 6 lacs.

Le trait noir continu représente la droite de régression chez les mâles et le trait noir pointillé, celle chez les femelles.

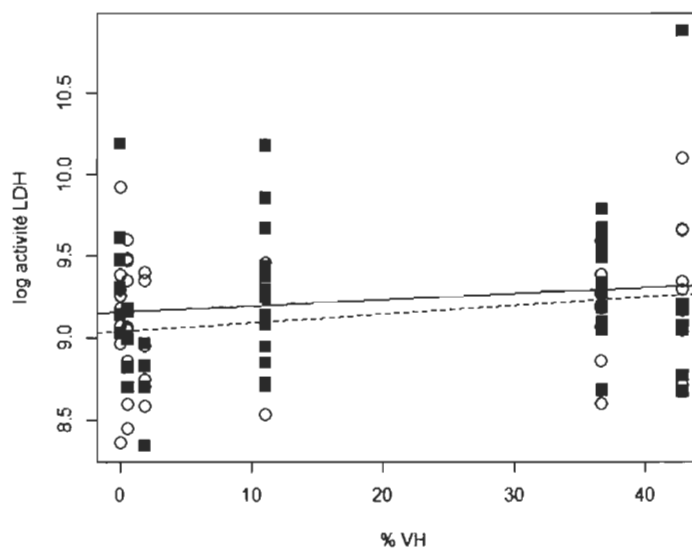


Figure 3 : Relation entre l'activité LDH (n = 95) des ombles de fontaine et le %VH dans les 6 lacs.

Le trait noir continu représente la droite de régression chez les mâles et le trait noir pointillé, celle chez les femelles.

CHAPITRE III

COMPARAISON INTERSPÉCIFIQUE DE LA SENSIBILITÉ À L'HYPOXIE : PERCHAUDE VS L'OMBLE DE FONTAINE

3.1 Introduction

3.1.1 Biologie des espèces à l'étude

La perchaude fraie ordinairement vers la mi-avril début mai. Les femelles ont leur maturité sexuelle vers l'âge de 3 ou 4 ans, tandis que les mâles le sont à l'âge de 1 ou 2 ans (Scott et Crossman, 1974). À l'âge de 2 ans et plus, elle mesure environ de 11 à 13 cm. La croissance est rapide, mais peut être variable selon la taille de la population, l'étendue et la productivité de l'habitat. Généralement, on la retrouve dans les eaux de faibles profondeurs, mais il arrive qu'elle se réfugie dans des zones plus profondes. Elle est très adaptable et capable d'utiliser une variété d'habitats allant des eaux chaudes à fraîches et de grands lacs à petits étangs ou rivières tranquilles. Sa température préférentielle est entre 21 °C et 24 °C. En effet, ses déplacements saisonniers suggèrent qu'elle suit l'isotherme de 20 °C. La perchaude semble plus tolérante que certains poissons du genre *Lepomis* (crapet) aux faibles teneurs en oxygène (Scott et Crossman, 1974). Cependant, une étude de Robb et Abraham (2002) montre que le mené à tête de boule (*Pimephales promelas*) serait plus tolérant que la perchaude à l'hypoxie et qu'il se servirait de la zone hypoxique comme un refuge à la prédation. En contrepartie, une étude de Robert *et al.* (2012) montre que la perchaude évite en général la zone hypoxique, déterminée à 2 mgL⁻¹ et moins, mais qu'elle y ferait des plongées intermittentes pour aller se nourrir au fond. Elle se déplacerait verticalement et horizontalement vers les zones oxygénées. Robert *et al.* (2012) ont également observé expérimentalement que l'hypoxie à court terme n'avait pas d'effet négatif sur le comportement alimentaire de la perchaude. La nuit, la perchaude serait particulièrement inactive et s'accroche au fond du plan d'eau (Scott et Crossman, 1974). Sa diète est

composée principalement de plancton (cladocères) au stade juvénile, puis passe à un mode benthophage avant d'être en mesure de devenir piscivore (Scott et Crossman, 1974). Elles constituent une proie pour plusieurs poissons piscivores tels que les achigans, touladis, dorés et maskinongés. Elle entre en compétition avec les truites et achigans pour les mêmes ressources. Elle est depuis longtemps considérée comme une espèce de première importance pour l'homme (Scott et Crossman, 1974).

L'omble de fontaine fraie tard en été ou en automne, à un moment variable suivant la latitude et la température. Pour l'est du Canada, la fraie a généralement lieu à la fin septembre, en octobre et novembre. Il est mature sexuellement à l'âge de 2 ou 3 ans et a une faible longévité (5 et 8 ans) si on le compare au Touladi par exemple (Scott et Crossman, 1974). Généralement à l'âge de deux ans, et plus, il aura atteint une taille entre 17 ou 22 cm. L'omble de fontaine est carnivore et se nourrit de proies composées d'insectes aquatiques et terrestres, du plancton, d'invertébrés benthiques et d'œufs de poissons. À une taille supérieure à 30 cm, il devient piscivore et consomme aussi grenouilles, salamandres et souris (Scott et Crossman, 1974). L'omble de fontaine est une espèce de pêche sportive très convoitée dans l'est du Canada. Plusieurs établissements (gouvernementaux, privé, etc.) en font l'élevage en pisciculture. L'omble de fontaine recherche des températures inférieures à 20 °C et cela explique en partie pourquoi en lac, on le retrouve régulièrement à des profondeurs entre 4,5 et 8 m durant le mois de juillet et d'août (Scott et Crossman, 1974). Raleigh (1982) mentionne que l'intervalle de température est de 0 à 24 °C et que son optimal pour la croissance et la survie est de 11 à 16 °C. Il souligne également que la température de l'eau semblerait être un facteur très important qui influence l'omble de fontaine dans sa distribution et sa production. L'omble de fontaine requiert une eau riche en oxygène de 7 mgL⁻¹ ou plus (Raleigh, 1982) pour maintenir son développement et ne tolère généralement pas une concentration d'oxygène en dessous de 5 mgL⁻¹ (Mills, 1971; Spoor, 1990). Le niveau d'oxygène optimal serait de 7 mgL⁻¹ pour une température de moins de 15 °C et de 9 mgL⁻¹ pour plus de 15 °C (Raleigh, 1982).

3.1.2 Objectifs

Étant donné qu'il existe une variabilité interspécifique dans la sensibilité des réponses à l'hypoxie, nous avons comparé la réponse physiologique de deux espèces montrant une sensibilité contrastée. Nos objectifs étaient donc de 1) mesurer les bioindicateurs de stress physiologique chez la perchaude et de les comparer à l'omble de fontaine et de 2) quantifier l'hypoxie dans les lacs d'où proviennent les perchaudes. On s'attendait que les réponses physiologiques soient plus accentuées chez l'omble de fontaine comparativement à la perchaude.

3.2 Matériel et méthodes

3.2.1 Sites à l'étude

Deux campagnes d'échantillonnage ont été effectuées sur un total de 17 lacs, soit 6 lacs pour l'omble de fontaine et 11 pour la perchaude (Figure 3.1). Les perchaudes ont été échantillonnées en 2010 et les ombles de fontaine en 2011.

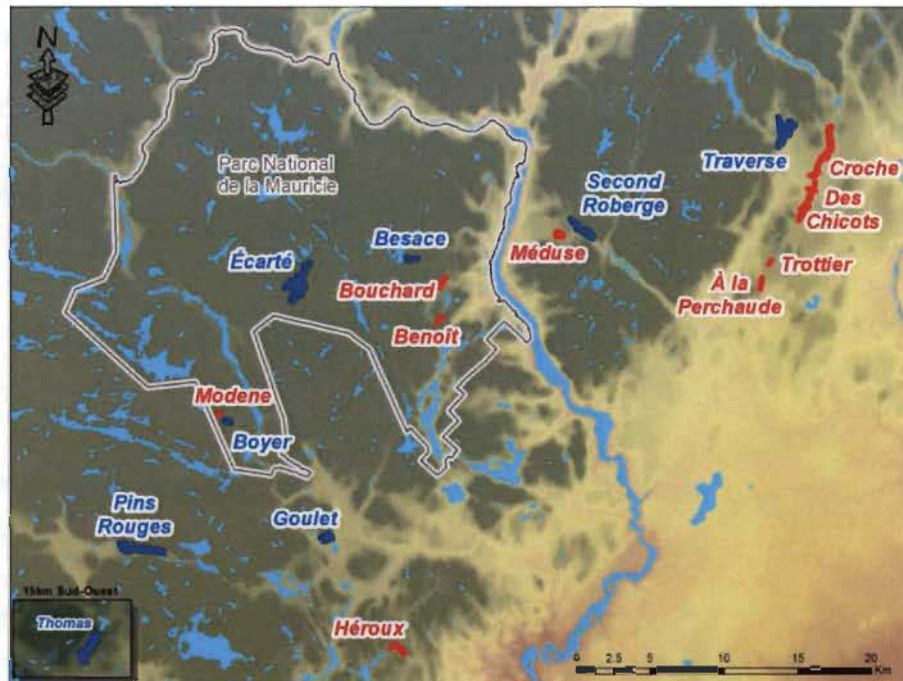
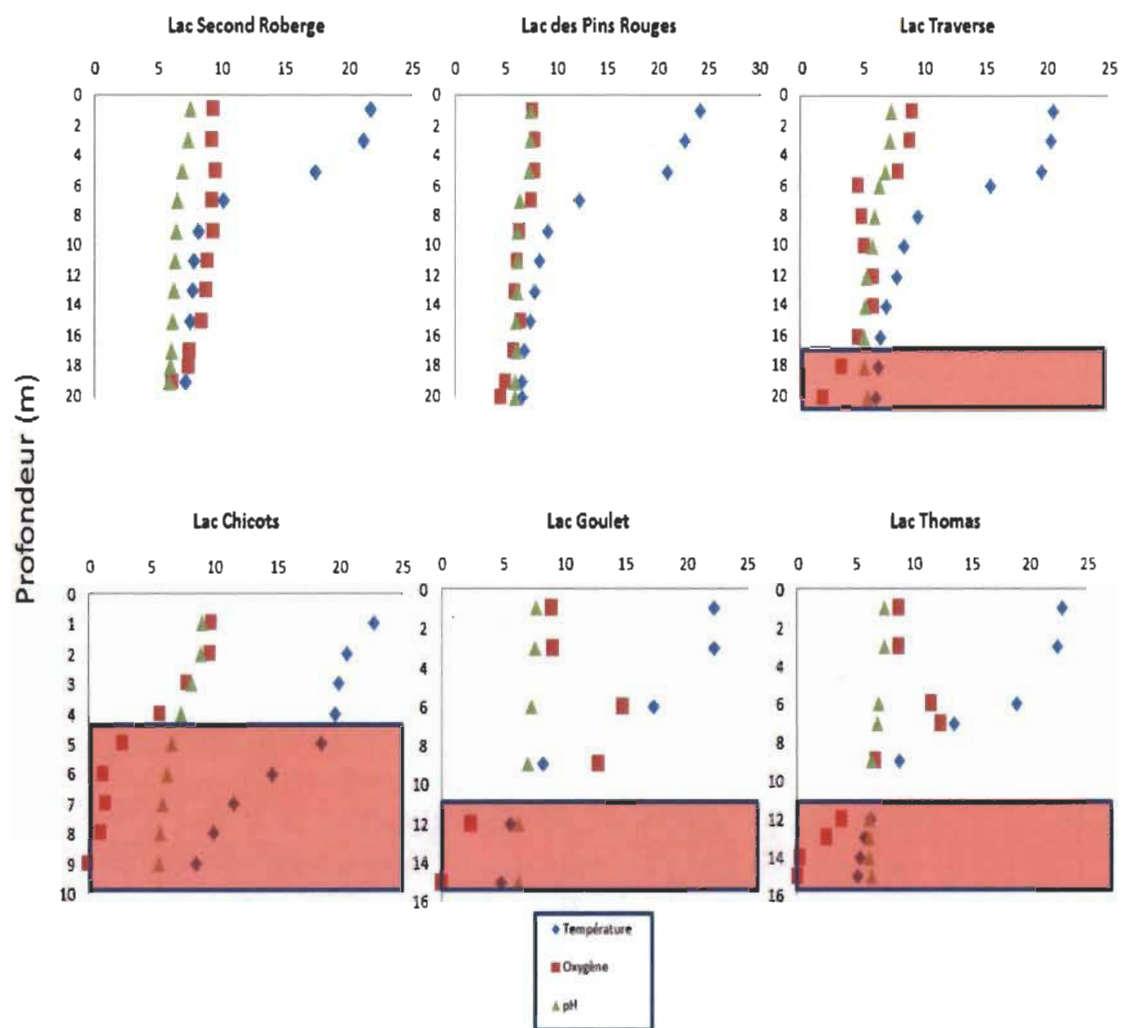


Figure 3.1 Localisation des lacs à l'étude.

Les 6 lacs à omble de fontaine sont situés à l'intérieur de la limite (trait blanc) du Parc national de la Mauricie (Québec, Canada). Les 11 lacs à perchaude sont situés à l'extérieur de la limite du Parc national de la Mauricie. Les lacs illustrés en rouge possèdent une zone hypoxique (moins de 5 mgL^{-1} d'oxygène pour les lacs à omble de fontaine et de moins de 2 mgL^{-1} pour les lacs à perchaude) qui atteint le métalimnion. Les lacs en bleu possèdent une zone hypoxique qui n'atteint pas le métalimnion.

3.2.1.1 Perchaude

Les 11 lacs d'où proviennent les perchaudes (Figure 3.1) se retrouvent dans la limite entre les basses terres du Saint-Laurent et du Bouclier Canadien. Ils ont été choisis en fonction de leurs profils physico-chimiques verticaux (Figure 3.2). Les profils physico-chimiques ont été réalisés à la station la plus profonde du lac, et ce, à chaque mètre de la colonne d'eau à partir du fond. La morphométrie est relativement semblable entre les lacs (Tableau 3.1) et d'autres espèces de poissons seraient présentes dans les lacs sélectionnés. Les espèces retrouvées étaient : Achigan à petite bouche (*Micropterus dolomieu*); Maskinongé (*Esox masquinongy*); Meunier noir (*Catostomus commersoni*); Touladi (*Salvelinus namaycush*).



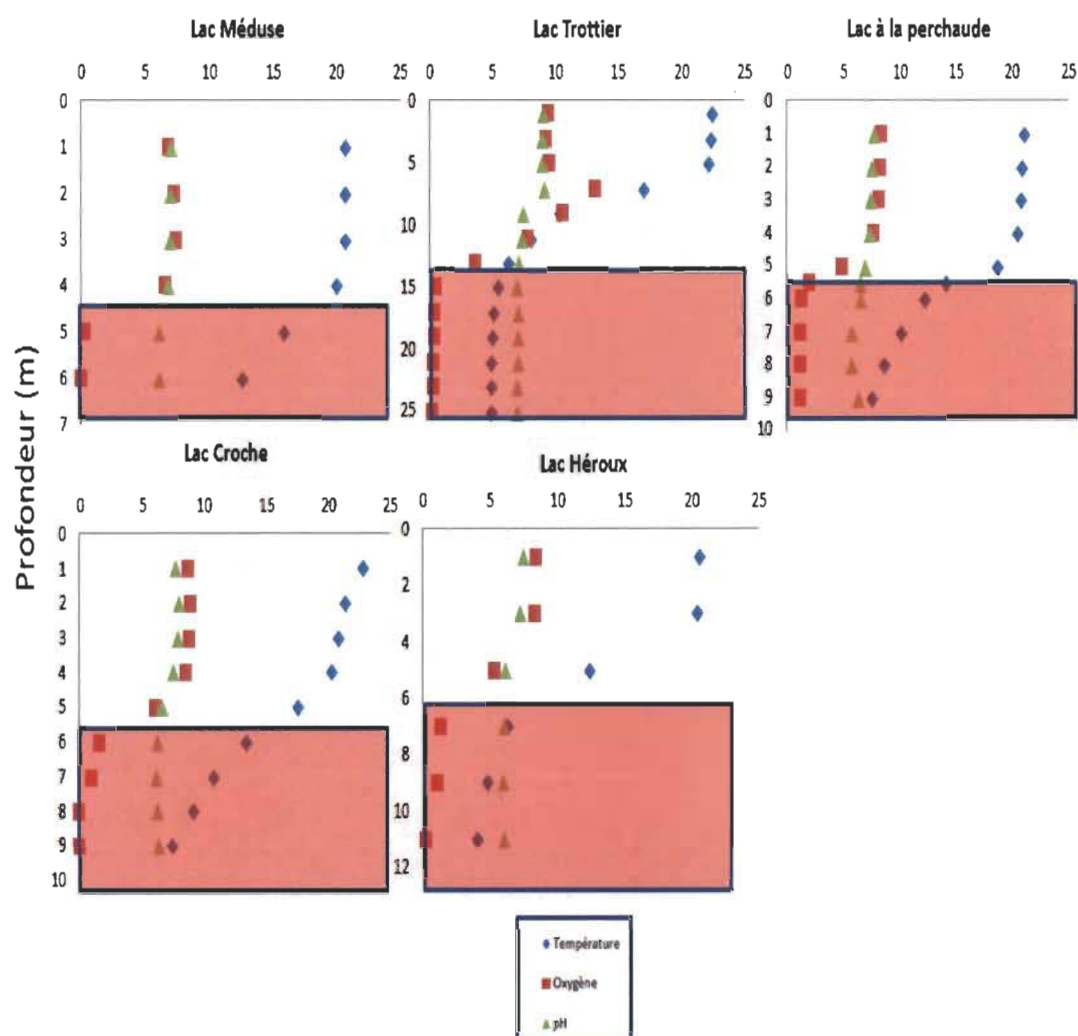


Figure 3.2 Profils physico-chimiques des lacs à perchaude.
La zone en rouge correspond à la profondeur à laquelle la concentration d'oxygène est de moins 2 mgL⁻¹.

Tableau 3.1 Caractéristiques des lacs à l'étude pour la perchaude

	Pins Rouge	Second Roberge	Traverse	Trottier	Goulet	Chicots	Thomas	Méduse	Perchaude	Croche	Héroux
Latitude (°N)	46° 36' 18"	46° 47' 26"	46° 50' 51"	46° 46' 07"	46° 36' 29"	46° 47' 59"	46° 23' 03"	46° 47' 21"	46° 45' 16"	46° 49' 54"	46° 32' 33"
Longitude (°W)	73° 06' 43"	72° 42' 55"	72° 32' 01"	72° 33' 05"	72° 57' 01"	72° 31' 13"	73° 14' 24"	72° 44' 21"	72° 33' 39"	72° 30' 00"	72° 53' 44"
Aire (ha)	221,1	123,9	234,7	16,5	72,3	200,4	99,2	74,4	37,2	43,4	45,5
Volume (m³)	9799248	5535990	7848015	432330	3162606	7940612	3110370	1277497	624225	593814	823333
Secchi (m)	5,3	3,7	3	4	5,6	1,4	5,2	2,9	3,5	3,5	3,5
COD (mg/L)	7,4	7,4	7,8	4,6	5,7	14,9	4	6,9	7,6	5,4	6
PT (ug/L)	14,8	26,4	14,3	15,1	11,9	46,3	9,3	15,1	24,5	6,1	14,5
Z max (m)	23	19	20	27	32	21	20	10	10	11	22
Z métalimnion (m)	4 à 10	4 à 10	5 à 10	5 à 15	5 à 10	4,5 à 9	5 à 11	4 à 7	4,5 à 9	4 à 9	4 à 9
Z hypoxique (m)*	n.a	n.a	17	14	11	4,5	11	4,5	5,5	5,5	6
% Surface hypoxique*	0	0	2,64	12,5	32,57	34	16,25	46,9	25,9	14	26
% Volume hypoxique*	0	0	0,4	6,1	24,45	48,24	8,5	31,9	13,05	11,93	36,1

* 2 mgL⁻¹ et moins en oxygène dissout; n.a : non applicable; Z : profondeur; COD : carbone organique dissout; PT : phosphore total. Source : Langevin (2014).

3.2.1.2 Omble de fontaine

Le Parc national de la Mauricie (Chapitre II – Figure 1) couvre une superficie de 536,7 km² incluant 145 lacs (Plan directeur, 2010). Le choix des lacs a été fait en fonction de leurs profils physico-chimiques (Figure 1 du Chapitre II – Annexe). Les lacs sélectionnés se situent tous sur le Bouclier canadien et leurs morphométries sont comparables (Chapitre II – Tableau 1). Les données historiques du Parc national de la Mauricie montrent que cinq des lacs à l'étude possèderaient une ou plusieurs espèces en plus de l'omble de fontaine. Les espèces de poissons retrouvés en plus sont : Achigan à petite bouche (*Micropterus dolomieu*); Épinoche à cinq épines (*Culaea inconstans*); Meunier noir (*Catostomus commersoni*); Mulet à cornes (*Semotilus atromaculatus*); Mulet perlé (*Semotilus margarita*).

3.2.2 Échantillonnage

3.2.2.1 Perchaude

Un total de 220 perchaudes a été capturé dans les 11 lacs et la campagne d'échantillonnage s'est déroulée du 23 août au 7 septembre 2010. La méthode d'échantillonnage de la perchaude comporte dans l'ensemble la même méthodologie que celle utilisée pour l'omble de fontaine. Cependant, des filets expérimentaux et une seine de rivage ont été utilisés pour la capture des poissons. Aucun otolithe n'a été prélevé.

3.2.2.2 Omble de fontaine

Se référer à la section *Échantillonnage* (Chapitre II).

3.2.3 Analyse des bioindicateurs

3.2.3.1 Glycogène hépatique, glycogène musculaire et l'activité LDH

Se référer à la section *Analyse des bioindicateurs* (Chapitre II).

3.2.4 Analyses statistiques

Une régression linéaire simple a été utilisée pour l'analyse des résultats chez la perchaude. La validation de l'homogénéité des variances a été faite par l'examen visuel des résidus en fonction des valeurs prédites et des variables explicatives. Les spécificités requises n'ont pas été observées afin d'utiliser le modèle linéaire mixte généralisé dans l'analyse des résultats des perchaudes.

Pour l'omble de fontaine, le modèle linéaire mixte généralisé a été utilisé (se référer à la sous-section *Analyses statistiques* du chapitre II).

3.3 Résultats des bioindicateurs

3.3.1 Perchaude

Aucun des bioindicateurs n'a montré de corrélation avec le % VH (Figures 3.3, 3.4 et 3.5).

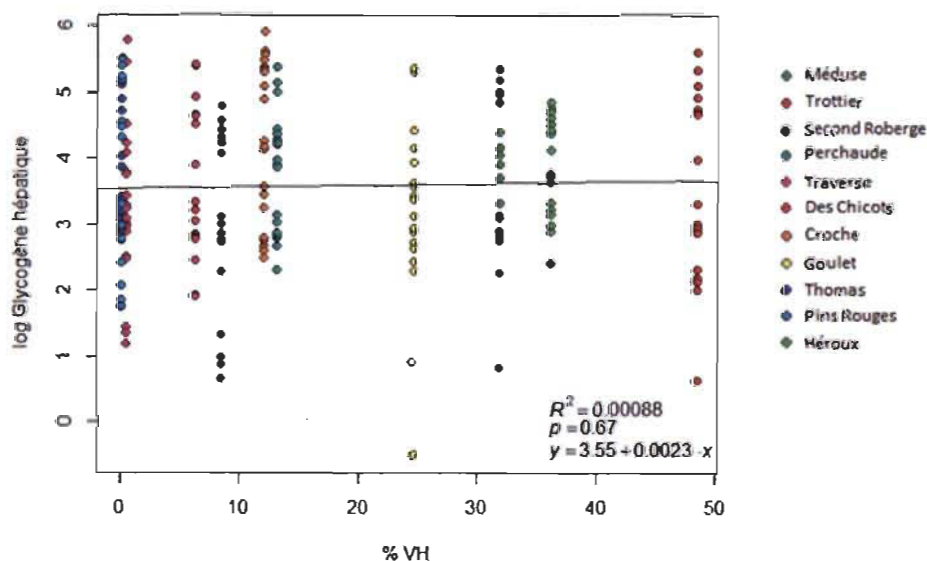


Figure 3.3 Relation entre le glycogène hépatique ($n = 207$) des perchaudes et le % VH dans les 11 lacs.
Le trait noir continu représente la droite de régression.

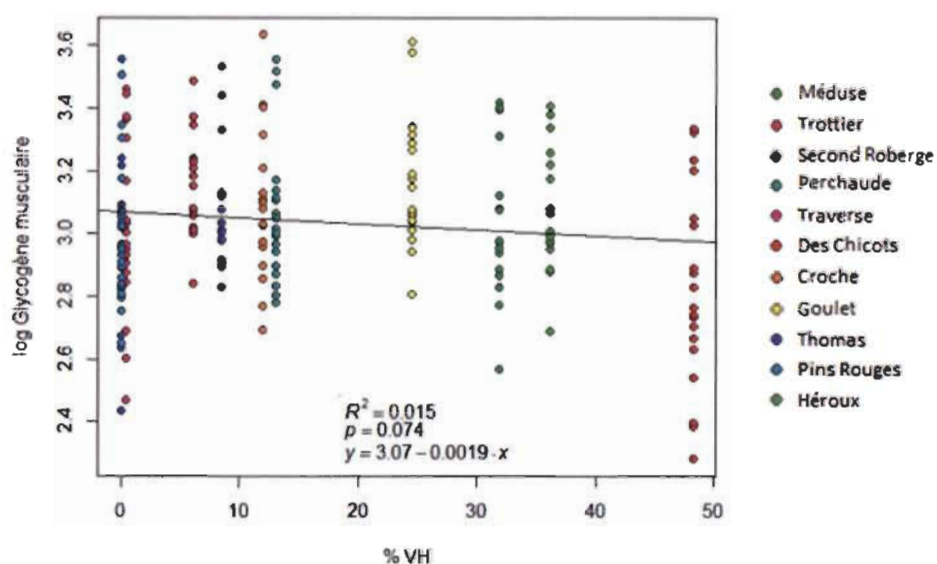


Figure 3.4 Relation entre le glycogène musculaire ($n = 207$) des perchaudes et le %VH dans les 11 lacs.
Le trait noir continu représente la droite de régression.

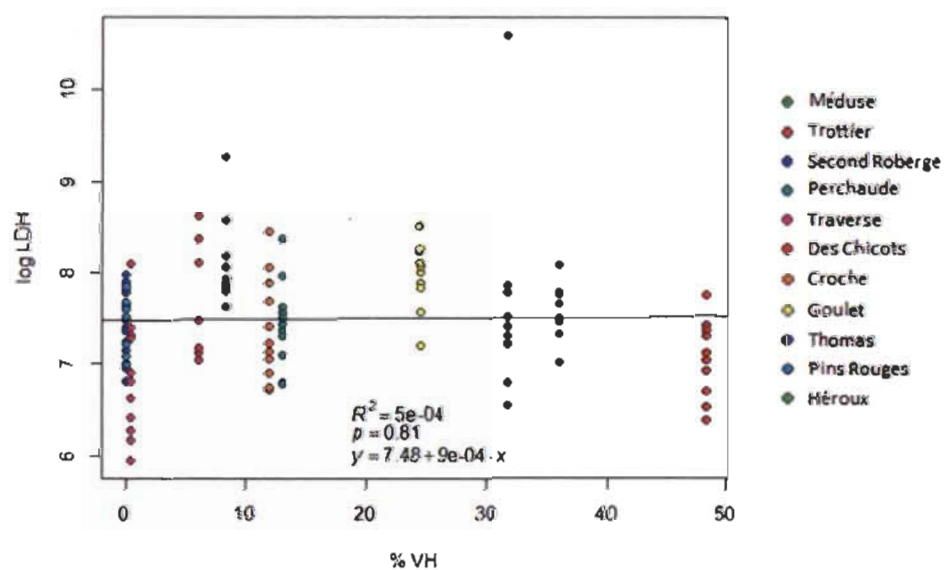


Figure 3.5 Relation entre l'activité LDH ($n = 116$) des perchaudes et le %VH dans les 11 lacs.
Le trait noir continu représente la droite de régression.

3.3.2 Omble de fontaine

Le glycogène hépatique chez les individus de sexe mâles montre une relation avec le %VH (Figure 3.6). Aucune relation avec le %VH n'a été observée pour le glycogène musculaire (Figure 3.7) et l'activité LDH (Figure 3.8).

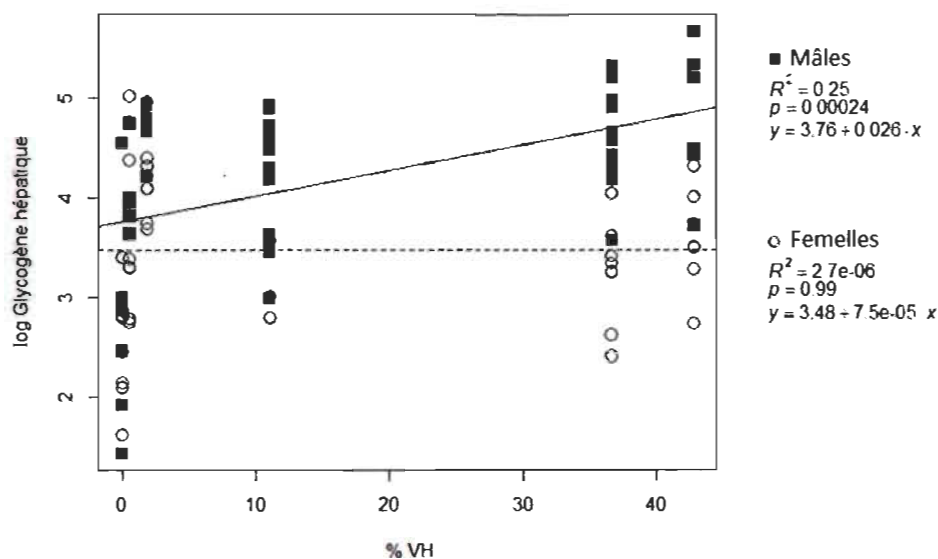


Figure 3.6 Relation entre le glycogène hépatique ($n = 95$) des ombles de fontaine et le %VH dans les 6 lacs.

Le trait noir continu représente la droite de régression chez les mâles et le trait noir pointillé, celle chez les femelles.

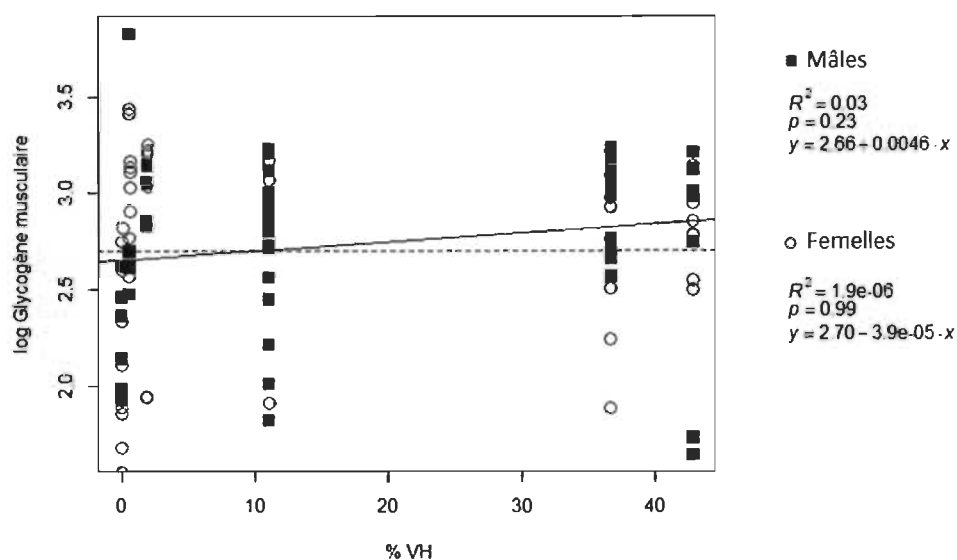


Figure 3.7 Relation entre le glycogène musculaire ($n = 95$) des ombles de fontaine et le %VH dans les 6 lacs.
 Le trait noir continu représente la droite de régression chez les mâles et le trait noir pointillé, celle chez les femelles.

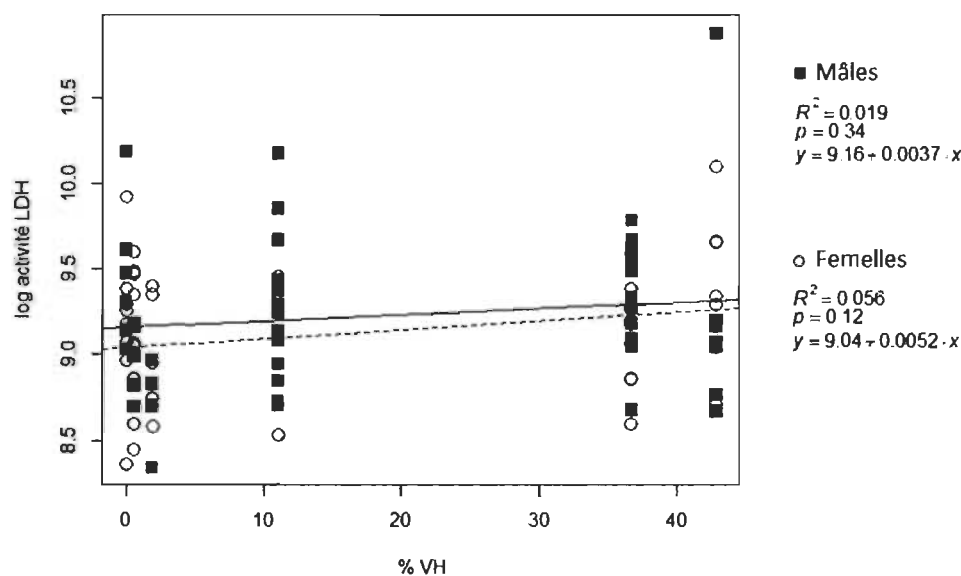


Figure 3.8 Relation entre l'activité LDH ($n = 95$) des ombles de fontaine et le %VH dans les 6 lacs.
 Le trait noir continu représente la droite de régression chez les mâles et le trait noir pointillé, celle chez les femelles.

3.3.2.1 Analyse des gonades des ombles de fontaine

La variable poids des gonades (g) a été testée dans les modèles puisqu'il semblait y avoir des différences entre les sexes (Figure 3.9). La variable poids des gonades avait une importance considérable (0,65) lorsqu'elle a été incluse dans les modèles du glycogène hépatique. Cependant, par principe de parcimonie au niveau des modèles et puisque le design expérimental n'était pas conçu pour répondre à l'aspect reproduction, cette variable a été exclue des analyses du chapitre II. Il semblerait que les femelles présentent un développement des gonades plus important dans les lacs plus hypoxiques. Cependant, ceci semblerait être le cas également pour un lac non hypoxique (Boyer). Le seul élément commun aux lacs hypoxiques et du lac Boyer est que la température moyenne de l'eau, excluant la zone hypoxique, soit plus chaude que dans les lacs Besace et Écarté.

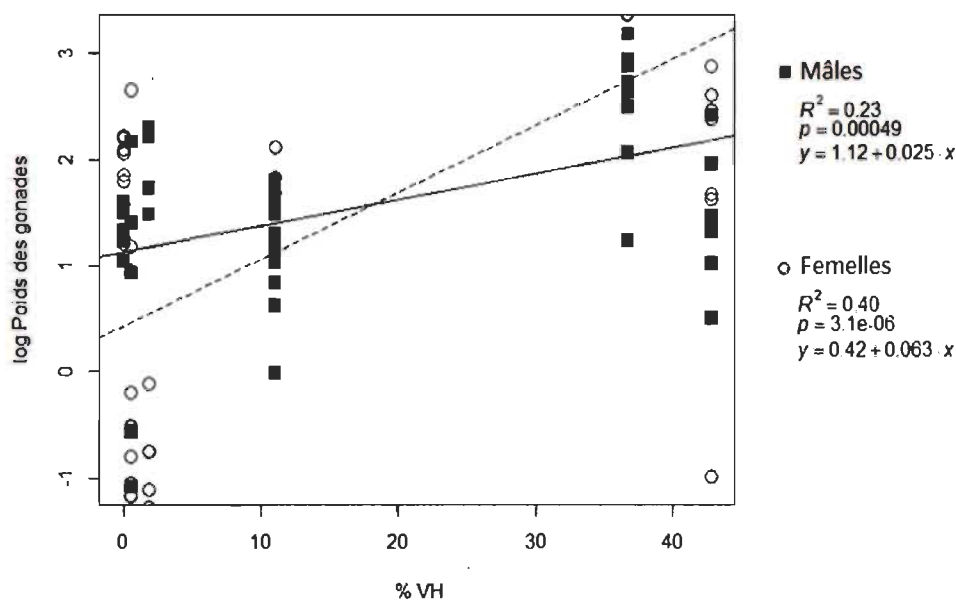


Figure 3.9 Relation entre le %VH et le logarithme du poids des gonades (g).
 Le trait noir continu représente la droite de régression chez les mâles et le trait noir pointillé, celle chez les femelles.

3.4 Discussion

Nous n'avons détecté aucun effet de l'hypoxie chez la perchaude contrairement chez l'omble de fontaine. En effet, il y a que chez l'omble que nous avons observé un effet sur le bioindicateur du glycogène hépatique. La variable sexe et ΔMO aurait pu contribuer à détecter des effets de l'hypoxie chez la perchaude pour approfondir l'interprétation des résultats observés. Cependant, les observations au chapitre II suggèrent que les ombles seraient moins actifs dans les lacs hypoxiques. Ceci suggère que l'omble adopte un comportement d'évitement lorsque l'hypoxie est sévère dans son habitat. Les résultats du chapitre III suggèrent que le poids des gonades et que l'aspect température pourrait être des éléments à intégrer au design expérimental d'une étude future. En effet, une augmentation de la température aurait le potentiel de modifier le développement des gonades chez les poissons (Zieba *et al.*, 2010).

CHAPITRE IV

CONCLUSION GÉNÉRALE

4.1 Conclusion

Dans cette étude, aucune relation des bioindicateurs n'a été observée chez la perchaude contrairement pour l'omble de fontaine. Cependant, il est à noter que pour la perchaude, nous ne connaissions pas le sexe des individus. Malgré le fait d'avoir utilisé un nombre plus important de perchaudes réparties sur 11 lacs, ceci n'a pas amélioré la compréhension des réponses des bioindicateurs et n'a pas permis une modélisation des données. De plus, nous n'avons pas déterminé les ratios isotopiques du $\delta^{13}\text{C}$ du muscle et de l'otolithe et ceci, par conséquent, ne nous permettait pas d'utiliser le ΔMO dans l'analyse de nos résultats. Il est à noter que la perchaude ne se trouvait pas en période de reproduction lors de l'échantillonnage et que la variable sexe pourrait répondre différemment à ce qui a été observé pour l'omble de fontaine. Les variations intra-lac des bioindicateurs chez la perchaude pourraient alors dépendre d'autres facteurs associés aux lacs. Sexer les individus et utiliser le ratio isotopique du $\delta^{13}\text{C}$ du muscle et de l'otolithe, bonifierait la compréhension de la réponse des perchaudes à l'hypoxie et permettrait une meilleure analyse des résultats.

En somme, nous avons réussi à répondre aux objectifs et hypothèses du chapitre I. Cependant, quelques variables devraient être ajoutées afin de bien valider nos observations sur la perchaude. L'utilisation de plusieurs variables associées au poisson lui-même est recommandée dans les études utilisant des bioindicateurs de stress physiologiques en milieu naturel. En effet, utiliser des mesures qui intègrent l'environnement du poisson dans sa physiologie, comme les ratios isotopiques du $\delta^{13}\text{C}$ du muscle et de l'otolithe devraient être un incontournable à savoir s'il fréquente la zone hypoxique ou non. De plus, l'utilisation d'isotopes stable nous a permis de mieux interpréter le résultat inattendu du glycogène hépatique chez l'omble de fontaine.

L'âge (au minimum la longueur totale) et le sexe du poisson devraient impérativement faire partie des variables à intégrer aux modèles. L'utilisation de l'otolithe serait ainsi optimisée en nous donnant l'âge et le signal de $\delta^{13}\text{C}$.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- Almeida-Val, V. M. F.; Oliveira, A. R.; Paula da Silva, M. N.; Ferreira-Nozawa, M. S.; Mendes Araújo, R.; Luis Val, A.; Ricardo Nozawa, S., 2011. Anoxia- and hypoxia-induced expression of LDH-A in the Amazon Oscar, *Astronotus crassipinis*. *Genetics and Molecular Biology*. 34, 2: 315-322.
- Arend, K. K.; Beletsky, D.; Depinto, J.V.; Ludsins, S.A.; Roberts, J.J.; Rucinski, D.K.; Scavia, A.; Schwab, D.J.; Hook, T.O., 2011. Seasonal and interannual effects of hypoxia on fish habitat quality in central Lake Erie. *Freshwater Biology*. 56: 366-383.
- Berg, M. J.; Tymoczko, L. J.; Stryer, L., 2002. *Biochemistry* fifth edition. Published by W.H. Freeman and Compagny.
- Burleson M. L.; Wilhelm, D. R.; Smatresk, N. J., 2001. The influence of fish size on hypoxic avoidance and oxygen selection by largemouth bass, *Micropterus salmoides*. *Journal of Fish Biology*. 59: 1336-1349.
- Cooper, R. U.; Clough, L. M.; Farwell, M. A.; West, T. L., 2002. Hypoxia-induced metabolic and antioxidant enzymatic activities in the estuarine fish *Leiostomus xanthurus*. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*. 279: 1-20.
- Diaz, J. R., 2001. Overview of hypoxia around the world. *Symposium papers. Journal of Environmental Quality*. 30: 275-281.
- Dufour, E.; Gerdeaux, D.; M. Wurster, C., 2007. Whitefish (*Coregonus lavaretus*) respiration rate governs intra-otolith variation of $\delta^{13}\text{C}$ values in Lake Annecy. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*. 64: 1736-1746.
- Greany, G. S., Place, A. R., Cashion, R. E., Smith, G., Powers, D. A., 1980. Time course of changes in enzyme activities and blood respiratory properties of killifish during long-term acclimation to hypoxia. *Physiological Zoology*. 53: 136-144.
- Kramer, D. L., 1987. Dissolved oxygen and fish behavior. *Environmental Biology of Fishes*. 18, 2: 81-92.
- Langevin, M., 2014. Hypoxie et incorporation des sources détritiques sédimentaires et hypolimnétiques dans les réseaux trophiques lacustres. Mémoire, Université du Québec à Trois-Rivières. 67 p.

- Lennon J.T.; Faiia, A.M.; Feng, Xiahong; Cottingham, K.L., 2006. Relative importance of CO₂ recycling and CH₄ pathways in lake food webs along a dissolved organic carbon gradient. *Limnology and Oceanography*. 51(4): 1602-1613.
- Mills, D., 1971. *Salmon and trout; a resource, its ecology, conservation and management*. St. Martins Press. N.Y., 351 pp.
- Nilsson, G. E.; Östlund-Nilsson, S., 2008. Does size matter for hypoxia tolerance in fish? *Biological Reviews*. 83: 173-189.
- Plan directeur du Parc national de la Mauricie, Parcs Canada, Juin 2010. Disponible via internet et mis à jour le 2012/10/24. <http://www.pc.gc.ca/fra/pn-np/qc/mauricie/natcul/natcul1/9/11.aspx>
- Polakof, S.; Miguez, J. M.; Soengas, J. L., 2007. Daily change parameters of energy metabolism in liver, white muscle, and gills of rainbow trout: Dependence on feeding. *Comparative Biochemistry and Physiology. Part A*, 147: 363-374.
- Pollock, M. S.; Clarke, L. M. J.; Dubé, M. G., 2007. The effects of hypoxia on fishes: from ecological relevance to physiological effects. *Environmental Review*. 15: 1-14.
- Raleigh, R. F., 1982. Habitat suitability index models: Brook Trout. U.S. Fish and Wildlife Service. U.S. Department of the Interior. FWSjOBS-82j10.24.
- Robb, T.; Abraham, M. V., 2002. The influence of hypoxia on risk of predation and habitat choice by the fathead minnow, *Pimephales promelas*. *Behavioral Ecology and Sociobiology*. 52: 25-30.
- Roberts, J. J.; Höök, T. O.; Ludsin, S.A.; Pothoven, S. A.; Vanderploeg, H. A.; Brandt, S. B., 2009. Effects of hypolimnetic hypoxia on foraging and distributions of Lake Erie yellow perch. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*. 381: 132-142.
- Roberts, J. J.; Grechay, P. A.; Ludsin, S.A.; Pothoven, S. A.; Vanderploeg, H. A.; Höök, T. O., 2012. Evidence of foraging forays by yellow perch (*Perca flavescens*) and potential consequences for prey consumption. *Freshwater Biology*. 57: 922-937.
- Scott, W. B.; E. J. Crossman, 1974. *Poissons d'eau douce du Canada*, traduction française de « *Freshwater fishes of Canada* ». Ministère de l'environnement, Service des pêches et des sciences de la mer, Ottawa. 1026 p.

- Sherwood, G.D.; Rose, G.A., 2003. Influence of swimming form on otolith $\delta^{13}\text{C}$ in marine fish. *Marine Ecology Progress Series*. 258: 283-289.
- Solomon, C.T.; Weber, P.K.; Cech, J.J.; Jr; Ingram, B.L.; Conrad, M.E.; Machavaram, M.V.; Pogodina, A.R.; Franklin, R.L., 2006. Experimental determination of the sources of otolith carbon and associated isotopic fractionation. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*. 63: 79-89.
- Spoor, W.A., 1990. Distribution of fingerling brook trout, *Salvelinus fontinalis* (Mitchill), in dissolved oxygen concentration gradients. *Journal of Fish Biology*. 36: 363-373.
- Vornanen, M.; Asikainen, J.; Haverinen, J., 2011. Body mass dependence of glycogen store in the anoxia-tolerant crucian carp (*Carassius carassius* L.). *Naturwissenschaften*. 98: 225-232.
- Zhou, B. S.; Wu, R. S. S.; Randall, D.J.; Lam, P.K.S.; Ip, Y.K.; Chew, S.F., 2000. Metabolic adjustments in the common carp during prolonged hypoxia. *Journal of Fish Biology*. 57: 1160-1171.
- Zieba, G.; Fox, M.G.; Copp, G.H., 2010. The effect of elevated temperature on spawning of introduced pumpkinseed *Lepomis gibbosus* in Europe. *Journal of Fish Biology*. 77: 1850-1855.